TOME XXVIII, N° 3 1960

BULLETIN

DE

L'INSTITUT AGRONOMIQUE

ET DES

STATIONS DE RECHERCHES

DE

GEMBLOUX

INSTITUT AGRONOMIQUE
DE L'ÉTAT
GEMBLOUX (BELGIQUE)

COMMONWEALTH MYCOLOGICAL
16 MAR 1961

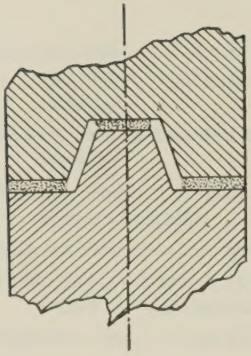


FIG. 3.

ERRATUM

Ce dessin remplace celui de la p. 143 du présent tome (n° 2).

Le *Bulletin de l'Institut Agronomique et des Stations de Recherches de Gembloux* paraît normalement quatre fois par an.

Le prix de l'abonnement est de 175 francs par an, somme à verser au compte de chèques postaux n° 7621.08 du Bulletin de l'Institut agronomique de Gembloux (Belgique) ou à payer par mandat postal.

Prix du présent volume : 60 francs. Pour la commande, prière de s'adresser au Secrétariat du *Bulletin*.

a) **Le Bulletin sera envoyé en échange des publications similaires des Établissements d'Enseignement Supérieur, des publications périodiques des Sociétés scientifiques et des Revues Scientifiques en général.**

b) **Tout ouvrage scientifique dont un exemplaire est adressé à la Rédaction, sera signalé sous la rubrique « Bibliographie ».**

Toute reproduction des articles parus dans le Bulletin est strictement interdite sans autorisation du Comité de Rédaction.

IMPRIMERIE UNIVERSA WETTEREN (Belgique)

STATION D'ENTOMOLOGIE DE L'ÉTAT, A GEMBLOUX

A propos de *Capillaria kutori* Ruchladieva, 1946 (=*C. ventricola* Soltys, 1952) et de *C. exigua* Dujardin, 1845, parasites de l'estomac des Soricidae (*)

par Jean Bernard

Les Soricidae présentent en général une faune parasitaire particulièrement riche. Au sein de celle-ci, les nématodes du genre *Capillaria* comptent plusieurs espèces qui semblent étroitement adaptées à un nombre restreint d'hôtes et se localisent dans un organe bien déterminé.

Dans un travail précédent, nous avons discuté du statut d'une espèce (*Capillaria oesophagicola* Soltys) parasite de l'oesophage des musaraignes appartenant aux genres *Sorex* et *Neomys*. Dans la présente publication, nous envisagerons deux autres *Capillaria* : *C. kutori* et *C. exigua*, respectivement parasites de l'estomac des Soricinae et de celui des Crocidurinae.

En 1952, Soltys (4), dans son travail sur les parasites de la musaraigne *Sorex araneus* L., du Parc National de Bialowieza en Pologne, a décrit un *Capillaria* qu'il a trouvé dans l'estomac et l'intestin de cet insectivore. Il lui a donné le nom de *C. ventricola*. En 1954, dans un autre travail sur les parasites des Soricidae du même Parc National, l'auteur polonais a mis ce nom en synonymie avec *C. kutori* Ruchladieva. Cette dernière espèce avait été décrite en 1946 par l'auteur russe, d'après du matériel provenant de la musaraigne aquatique : *Neomys fodiens* Pen..

En 1949, l'auteur américain Read (3) a décrit un *Capillaria* découvert dans l'intestin de la musaraigne *Sorex cinereus* Ken. et l'a nommé *C. rauschi*, du nom du récolteur. *C. rauschi* ne paraît se distinguer de *C. kutori* que par de très minces caractères différentiels.

(*) Déposé à la rédaction le 29 août 1960.

Les quelques *Capillaria* sp. que nous avons trouvés dans l'estomac de *S. araneus* et *S. minutus* L. en Belgique, correspondent bien à la description de Soltys concernant *C. ventricola* donc de *C. kutori* (*). Nous donnons ci-après la description du matériel découvert en Belgique.

Capillaria kutori Ruchladieva, 1946.

Hôtes : *Sorex araneus* L., *S. minutus* L..
Localisation : estomac.
Localités : Gembloux-Bailleux.
Dates : toute l'année.

Trichuridae de taille relativement petite, à la cuticule striée, au rostre à peu près égal à la moitié de la longueur totale, s'élargissant progressivement pour atteindre la largeur du corps. Les dimensions comparées du matériel récolté en Belgique avec celui décrit par divers auteurs sont reprises au tableau 1.

Femelles : Longueur totale de 7 à 10,5 mm dont 2,83 à 3,46 mm pour le rostre et 4,2 à 7,45 mm pour le corps proprement dit. La largeur au niveau du préoesophage est de 11 à 19 μ. Le rostre s'élargit progressivement et atteint 42 à 61 μ à la base de l'oesophage. Le corps, au niveau de la vulve, a un diamètre de 45 à 61 μ ; dans l'ensemble il est cylindrique, sa plus grande largeur est de 68 à 91 μ. Au niveau de l'anus, qui est subterminal, celle-ci est de 30,5 à 38 μ. La vulve est située légèrement en arrière du point de jonction de l'oesophage et de l'intestin, à une distance de 38 à 90 μ de celui-ci. Cette vulve ne présente aucune ornementation spéciale et les lèvres aucun relief particulier. A la vulve fait suite un vagin musculeux long de 45 à 114 μ. Derrière celui-ci s'étend l'utérus long de 2 à 2,8 mm dans lequel de 85 à 100 œufs sont visibles, dont une vingtaine en série moniliforme. Ces œufs ont 40 à 60 μ de long et 23 à 30 μ de large. Leur chorion présente une ornementation particulière constituée de crêtes en relief arrangées en lignes brisées courtes se recoupant. L'ensemble donne à l'œuf un aspect ridé dans un sens perpendiculaire à son grand axe.

Mâles : Ils sont légèrement plus petits que les femelles. Leur longueur totale oscille entre 4,3 et 8,5 mm. Le rostre qui est long de 2,2 à 3,78 mm est large de 11,5 à 15 μ à sa partie antérieure et de 38 à 53 μ au niveau de la base de l'oesophage. Le corps proprement dit, long de 2,1 à 4,72 mm, présente une largeur maximum de 45 à 61 μ. Au niveau du cloaque elle est de 15 à 30 μ. L'anus est terminal. L'extrémité du corps ne présente aucune expansion alaire latérale, mais elle paraît prolongée par un proces-

(*) Nous n'avons malheureusement pas eu l'occasion de prendre connaissance de la description originale de *C. kutori*.

TABLEAU 1

Dimensions comparées de *Capillaria kutori* RUCH. de diverses origines et de *C. rauschi* READ.

	C. kutori RUCHLADIEVA	*C. ventricola* SOLTYS	*C. rauschi* READ	*C. kutori* (origine : Belg.)
Femelles				
Longeur totale	8-10 mm	7-14 mm	5,2-7,4 mm	7,14-10,5 mm
Longueur du corps				4,2-7,45 mm
Longueur de l'oesophage	1,5-2,88 mm	2 13-3,44 mm	2,0 mm	2,83-3,46 mm
Largeur au niveau de l'extrémité antérieure	43-60 μ			11-19 μ 42-61 μ (*)
Largeur au niveau de la vulve	43-47 μ	39-82 μ	48-53 μ	45-61 μ
Plus grande largeur	53-86 μ	65-98 μ	61-68 μ	68-91 μ
Largeur au niveau de l'anus	26-39 μ	26-32 μ		30,5-38 μ
Distance de la base de l'oesophage à la vulve	60-65 μ	22-82 μ		38-91 μ
Longueur du vagin				45-114 μ
Œufs :				
longueur	43-56 μ	49-62 μ	59-62 μ	40-60 μ
largeur	22-30 μ	23-29 μ	26-28 μ	23-30 μ
Mâles				
Longueur totale	4,69-7,0 mm	6-7 mm	4,8 mm	4,3-8,5 mm
Longueur du corps				2,1-4,72 mm
Longueur de l'oesophage	1,05-2,79 mm	1,05 mm	1,98 mm	2,2-3,78 mm
Largeur au niveau de l'extrémité antérieure	17-39 μ	16 μ		11-15 μ
Largeur au niveau de la base de l'oesophage	26-43 μ	29 μ		38-53 μ
Plus grande largeur	47-68 μ	40-65 μ	50 μ	45-61 μ
Largeur au niveau de l'anus	17-22 μ	16 μ		15-30 μ
Spicule :				
longueur	357-409 μ	300-426 μ	395 μ	342-570 μ
largeur	8 μ	8 μ	8 μ	7-9 μ

(*) Ces seconds chiffres sont donnés pour permettre la comparaison avec les mensurations de RUCHLADIEVA. Ils expriment la largeur du rostre en arrière de la partie terminale pointue.

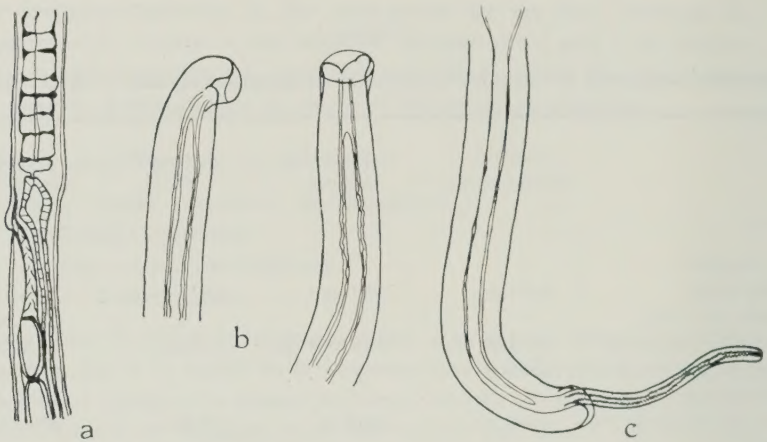


FIG. 1. — *Capillaria kutori* RUCH.
a) femelle, région vulvaire
b) mâle, extrémité postérieure du corps (vue latérale et dorsale)
c) mâle, extrémité postérieure avec cirre dévaginé.

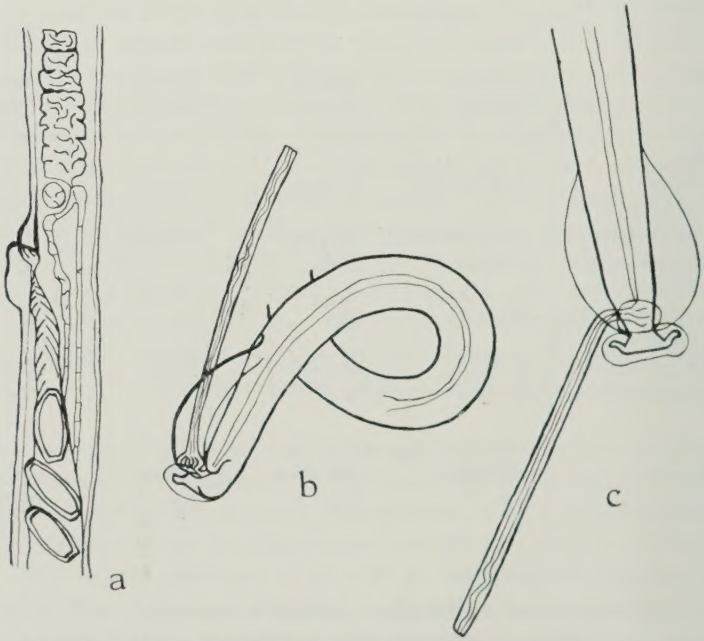


FIG. 2. — *Capillaria exigua* DUJ.
a) femelle, région vulvaire
b) mâle, extrémité postérieure du corps, vue latérale
c) mâle, extrémité postérieure du corps, vue dorsale.

sus tubulaire constitué d'une membrane mince soutenue par deux papilles de petite dimension.

Les organes copulateurs sont au nombre de deux : un spicule et un cirre dévaginable. Le premier est long de 342 à 570 μ et large de 7 à 9 μ. Suivant l'état du nématode au moment de la fixation, on observe le cirre plus ou moins dévaginé ; sa largeur est de 11 à 16 μ. En extrusion totale il se présente comme un cylindre extérieurement lisse, intérieurement revêtu d'une membrane plissée, et long d'environ 250 μ.

C. kutori est une espèce peu courante dans l'estomac des musaraignes en Belgique. Sur trois cents autopsies de *Sorex araneus* nous l'avons rencontrée neuf fois seulement. Le nombre de parasites présents est en général faible, un à quatre individus par hôte. Dans un seul cas seulement nous en avons découvert quatorze chez un même animal.

Chez *Sorex minutus* l'espèce paraît plus fréquente, car nous l'avons trouvée trois fois parmi les sept représentants de cette musaraigne qui furent disséqués (*). Il faut noter à ce sujet que chez *Sorex araneus*, le nématode le plus couramment rencontré dans le tractus digestif est *C. oesophagicola*, alors que nous n'avons jamais observé ce dernier chez *S. minutus*. Par contre chez cette espèce, on trouve quelquefois *C. kutori* dans l'oesophage.

Il est trop tôt pour émettre une opinion sur la répartition écologique éventuelle de *C. kutori* étant donné le faible nombre d'observations faites à son sujet. Au point de vue géographique, *C. kutori* est connu en Russie, Pologne, Tchécoslovaquie, Allemagne, France et Belgique.

*
* *

Si la découverte de *C. kutori* paraît relativement récente, par contre l'existence de *C. exigua* est connue de très longue date puisque l'on doit la description de cette espèce à DUJARDIN.

C. exigua est très commun en Belgique dans l'estomac des musaraignes à cuspides blanches (Crocidurinae). Le matériel en notre possession correspond bien à la nouvelle description de l'espèce fournie par JOYEUX et BAER en 1937. Nous en donnons quelques détails ci-après.

Capillaria exigua DUJARDIN, 1845.

Hôte : *Crocidura russula* HERM..
Localisation : estomac.
Localité : Gembloux.
Dates : toute l'année.

(*) Ces chiffres sont toutefois trop faibles pour permettre une conclusion.

Trichuridae de taille petite à la cuticule striée, au rostre égal de la moitié au tiers de la longueur totale. Les dimensions du matériel trouvé en Belgique sont reprises au tableau 2.

Femelles : Longueur totale de 5,7 à 8,4 mm, dont 3,25 à 5,6 mm pour le corps et 2,5 à 3,5 mm pour le rostre. Ce dernier est large de 11 à 19 μ à son extrémité antérieure et de 45 à 68 μ à la base de l'oesophage. Le corps proprement dit a une largeur de 45 à 70 μ au niveau de la vulve et de 23 à 46 μ au niveau de l'anus, qui est subterminal. Le plus grand diamètre est de 61 à 98 μ. La vulve est située de 37 à 75 μ en arrière de la jonction de l'oesophage et de l'intestin. A son niveau la cuticule présente une expansion alaire latérale, qui paraît encapuchonner l'ouverture proprement dite. Cette expansion est une ornementation de la lèvre postérieure, qui se rabat vers l'avant. Outre cette formation on observe chez certaines femelles une légère bosse située à quelques microns en avant, sur la lèvre antérieure de la vulve. Aucun de ces deux processus n'existe chez les larves. A la vulve fait suite un vagin musculeux de 76 à 190 μ de long. Juste avant l'ouverture de la vulve la partie dorsale de ce canal vaginal s'épaissit très fort. Les œufs qui sont visibles au nombre d'une cinquantaine sont longs de 45 à 57 μ et larges de 22 à 34 μ. Les quinze à vingt premiers sont à la suite les uns des autres mais les derniers obturent l'utérus sur plusieurs rangs d'épaisseur. Le chorion présente un dessin différent de celui des œufs de *C. kutori*. Il est constitué de reliefs linéaires longitudinaux plus fins et plus régulièrement disposés en rangées convergeant vers les pôles de l'œuf. Dans l'ensemble celui-ci semble recouvert d'une pilosité couchée.

Mâles : Les mâles ont 4,6 à 5,7 mm de long dont 2,1 à 3,15 mm pour le corps et 2,2 à 3,15 pour le rostre. Ce dernier, large de 11 à 15 μ à sa partie antérieure s'élargit pour atteindre 38 à 61 μ au niveau de la jonction de l'oesophage et de l'intestin. La plus grande largeur du corps est de 45 à 68 μ ; au niveau du cloaque elle est de 15 à 18 μ.

L'extrémité postérieure du corps est ornée d'une paire d'ailes membraneuses longues de 95 μ et larges au maximum de 15 μ. En arrière de l'anus le corps se prolonge dorsalement en un processus en forme de marteau. Les deux parties latérales sont ornées d'une grosse papille et se terminent en sabot. L'ensemble est légèrement rebordé par une fine expansion cuticulaire. Les organes copulateurs sont constitués d'un spicule et d'un cirre dévaginable. Celui-ci au maximum d'extrusion est long de 250 μ et large de 13 μ ; dans cet état, sa partie proximale présente contre l'anus un élargissement sphérique dont le diamètre est de 25 à 30 μ. Sur toute sa longueur le cirre apparaît finement plissé transversalement, autant intérieurement qu'extérieurement. Le spicule est long de 350 à 500 μ ; toutefois chez certains individus, il atteint 700 μ.

TABLEAU 2

Dimensions comparées de *Capillaria exigua* d'après JOYEUX et BAER **et provenant de Belgique avec celles de** *C. minutus* CHEN.

	C. minutus CHEN	*C. exigua* (origine : Gembl.)	*C. exigua* (d'après JOYEUX et BAER)
Femelles			
Longueur totale	7,75 mm	5,7-8,4 mm	5,5-6 mm
Longueur du corps	4,60 mm	3,25-5,6 mm	
Longueur de l'oesophage	3,13 mm	2,5-3,5 mm	2,0-2,1 mm
Largeur au niveau de l'extrémité antérieure	6,7 μ 44 μ	11-19 μ 45-68 μ	6-7 μ 46 μ (*)
Largeur au niveau de la vulve		45-68 μ	70-80 μ
Plus grande largeur	60 μ	61-89 μ	
Largeur au niveau de l'anus		23-45 μ	
Distance de la base de l'oesophage à la vulve	66 μ	37-76 μ	35 μ
Longueur du vagin		76-190 μ	115-130 μ
Œufs :			
longueur	53 μ	45-57 μ	58-63 μ
largeur	24 μ	22-34 μ	25-27 μ
Mâles			
Longueur totale	5,3 mm	4,6-5,7 mm	3,5-4,0 mm
Longueur du corps		2,1-3,15 mm	
Longueur de l'oesophage	2,58 mm	2,2-3,15 mm	2,0 mm
Largeur au niveau de l'extrémité antérieure	6-7 μ	11-15 μ	
Largeur au niveau de la base de l'oesophage	34 μ	38-61 μ	32 μ
Plus grande largeur	46 μ	45-68 μ	80 μ
Largeur au niveau de l'anus		15-18 μ	
Spicule :			
longueur	290 μ	350-500 μ	400-700 μ
largeur	7 μ		6-7 μ

(*) Ces seconds chiffres expriment la largeur du rostre en arrière de la partie terminale pointue.

D'après divers auteurs *C. exigua* se trouverait dans l'estomac et le duodénum de ses hôtes. Personnellement nous ne l'avons jamais découvert que dans le premier de ces organes.

Certains auteurs considèrent *C. exigua* DUJARDIN comme synonyme de *C. erinacei* RUDOLPHI, 1819. N'ayant jamais eu l'occasion d'examiner des *Capillaria* sp. provenant du hérisson, il ne nous est pas possible de prendre position. Nous noterons toutefois que *C. exigua* provenant de *Crocidura* sp. présente un rostre plus long que le tiers de la longueur totale alors que chez *C. erinacei* c'est l'inverse. De plus, cette dernière espèce vit sous la muqueuse de l'oesophage et de l'estomac, alors que *C. exigua* a le corps libre dans la lumière de l'organe parasité.

C. exigua est un nématode très banal que l'on rencontre couramment chez les deux *Crocidura* de la faune belge (*C. russula* et C. *leucodon* HERM.) dans tous les biotopes fréquentés par ces espèces.

Il est prématuré d'essayer de déterminer la répartition géographique de l'espèce étant donné qu'il y a encore une certaine confusion à son sujet. Elle est connue avec certitude en France, Suisse et Belgique.

Discussion

Les deux espèces de *Capillaria* dont il est question ici se distinguent aisément l'une de l'autre par quelques caractères morphologiques malgré une très grande similitude de dimensions. La distinction entre les mâles est aisée grâce à la présence des expansions alaires et du processus en forme de marteau qui ornent l'extrémité postérieure du corps chez *Capillaria exigua* et qui manquent chez *C. kutori*. De plus, chez la première espèce, le cirre complètement dévaginé présente à sa base un élargissement sphérique qui manque chez la seconde.

En ce qui concerne les femelles, celles de l'espèce *C. exigua* se reconnaissent aisément grâce à l'expansion cuticulaire en forme de nid d'hirondelles qui couvre la lèvre postérieure de la vulve. Une telle ornementation fait totalement défaut chez les femelles de *C. kutori*.

Enfin le dessin de la paroi extérieure des œufs permet en outre de différencier les deux espèces. Chez *C. kutori* le relief du chorion est constitué d'éléments linéaires courts et larges s'anastomosant en zigzags, qui donnent à l'ensemble un aspect ridé. Chez *C. exigua* le relief est fait d'éléments linéaires excessivement fins et serrés en lignes parallèles, dont l'ensemble donne une impression de pilosité.

Deux espèces, décrites d'autres parties du globe, paraissent très proches de celles-ci. Il s'agit de *Capillaria rauschi* READ, 1949 pour *C. kutori* et de *Capillaria minuta* CHEN, 1937 pour *C. exigua*. En ce qui concerne la première de celles-ci, le tableau 1 montre que ses dimensions s'adaptent

très bien à celles de *C. kutori*. De même, dans l'ensemble les dessins fournis par READ correspondent aux caractères de l'espèce européenne. Deux points toutefois paraissent présenter des divergences. Chez certaines des femelles qu'il a examinées, READ a observé un appendice campanuliforme prolongeant extérieurement la vulve. De plus, il qualifie le relief ornant les œufs de « mammillated ». En ce qui concerne les processus vulvaires, nous n'en avons jamais observés ; toutefois la présence de ces appendices, que l'on rencontre chez diverses espèces du genre, dépend de l'état physiologique du nématode au moment de la fixation. Il n'est pas exclu que l'examen d'un matériel plus abondant nous permette de découvrir des exemplaires de femelles présentant ce détail de structure. La différence dans l'ornementation des œufs par contre paraît plus importante. Toutefois il serait nécessaire de comparer entre eux des œufs provenant des deux espèces. Dans l'ensemble on peut donc considérer *C. rauschi* comme morphologiquement très proche de *C. kutori*.

De même les différences séparant *C. minuta* de *C. exigua* sont de peu d'importance. Le tableau 2 montre qu'ici également les dimensions concordent bien. De même chez les mâles l'extrémité du corps présente le même type d'ornementation et chez les femelles la vulve est également pourvue d'une membrane latérale. Toutefois, dans l'espèce asiatique, d'après le dessin de CHEN (2), ce processus vulvaire paraît dépendre de la lèvre antérieure de la vulve.

En outre, parmi ces quatre espèces, celles présentant de fortes similitudes entre elles parasitent des hôtes taxonomiquement proches les uns des autres, bien que provenant de régions du globe fort éloignées. Ainsi, *Capillaria kutori* et *C. rauschi*, qui présentent en commun l'absence d'aile à la vulve chez la femelle et à l'extrémité du corps chez le mâle, proviennent la première de *Sorex araneus*, *S. minutus* et *Neomys fodiens* en Europe, la seconde de *S. cinereus*, en Amérique. Ces mammifères appartiennent tous à la famille des Soricidae, sous-famille des Soricinae ou musaraignes à cuspides rouges. *Capillaria exigua* et *C. minuta*, qui l'une et l'autre sont caractérisées par des expansions cuticulaires à la vulve chez les femelles et à l'extrémité du corps chez les mâles, parasitent respectivement les *Crocidura* européennes et *Suncus coeruleus* KERR, en Chine. Ces derniers insectivores sont également des Soricidae mais de la sous-famille des Crocidurinae ou musaraignes à dents complètement blanches.

Dans un travail précédent (1) nous avons insisté sur la ségrégation parasitologique des Soricinae et des Crocidurinae. Alors que les musaraignes à dents rouges des régions néarctique et paléarctique ont l'oesophage parasité par *Capillaria oesophagicola*, ce nématode ne se retrouve jamais chez les *Crocidura* sp.. Un phénomène similaire s'observe donc en ce qui concerne les *Capillaria* vivant dans l'estomac. Les Soricinae sur d'im-

menses aires géographiques sont parasités par des espèces de Capillariinae excessivement voisines qui sont nettement différentes des espèces infestant les Crocidurinae.

En Europe par contre, les musaraignes appartenant aux deux sous-familles, même lorsqu'elles occupent le même biotope, ont toujours l'estomac parasité par des espèces différentes de *Capillaria*. Chez *Crocidura russula* et *m. leucodon* on ne trouve que *Capillaria exigua* et chez *Sorex araneus*, *S. Cinutus* et *Neomys fodiens* que *Capillaria kutori*.

Nous noterons pour terminer que *Sorex cinereus* est considéré par VAN DEN BRINK (5) comme la même espèce que *S. coecutiens*. Cette dernière, dans l'est et le nord de l'Europe, entre en contact avec *Sorex araneus*. On peut donc imaginer qu'il y a une aire de dispersion continue des *Capillaria* parasites de l'estomac des Soricinae depuis l'Europe occidentale jusqu'à l'Amérique du Nord. Dans ce cas il serait plausible d'admettre que *C. kutori* et *C. rauschi* ne représentent que deux variétés d'une même espèce.

En ce qui concerne les deux *Capillaria* des Crocidurinae le phénomène est peut-être le même, car beaucoup d'auteurs considèrent *Suncus* comme un sous-genre de *Crocidura*. On peut admettre dans ce cas également une continuité générique depuis l'Europe occidentale jusqu'à la Chine orientale.

BIBLIOGRAPHIE

1. BERNARD, J. (1960). *Bull. Inst. agron. Gembloux.*, XXVIII, 1, pp. 3-9.
2. CHEN, H. T. (1937). *Lingnan Science Journal*, **16**, 2, pp. 149-153.
3. READ, C. P. (1949). *J. of Parasitology*, **35**, 3, pp. 223-230.
4. SOLTYS, A. (1952). *Ann. Univers. Mariae Curie Sklodowska*, VI, Sect. E, pp. 165-209.
5. VAN DEN BRINK, F. H. (1953). *Mammalia*, **17**, pp. 96-125.

TECHNOLOGIE

L'absorption des éléments nutritifs par le Houblon (*)

par Jean Bonnet et Robert Coppens

Travail exécuté sous les auspices de l'Institut pour l'Encouragement de la Recherche Scientifique pour l'Industrie et l'Agriculture (IRSIA) et l'Institut National Belge du Houblon. (I.N.B.H.).

Poursuivant le travail entrepris depuis 1941, nous avons examiné les variétés de houblon des récoltes de 1954, 1955 et 1956, qui nous ont été adressées par l'I.N.B.H.

(*) Déposé à la rédaction le 21 septembre 1960.

Récolte 1954

ANALYSE DES PLANTES SÉCHÉES À 35/40°

Variétés et dates de la récolte	Poids de plante après dessication en gr	Matière sèche %	N %	P_2O_5 %	CaO %	MgO %	K_2O %	Na_2O %	Mn ppm.	Observations
Hallertau 18/35 n° 1										
20 juillet	795	88,65	2,55	1,07	3,90	0,88	3,24	0,35	66	
21 août	1659	89,62	1,47	1,02	2,80	0,58	2,26	0,86	20	
17 septembre	1971	89,91	1,85	0,83	3,50	0,57	1,87	0,57	41	
Hallertau 18/35 n° 2										
20 juillet	794	86,92	2,49	1 02	3,38	0,75	3,09	0,40	38	
2 août	795	88,79	2,27	1,24	4,59	0,79	3,27	0,55	32	sans cônes
17 septembre	1321	87,22	1,48	0,58	2,95	0,50	1,31	0,48	54	sans cônes
Saaz 25.										
20 juillet	876	88,38	2,31	0,89	3,68	0,57	2,67	0,38	33	
2 août	891	88,77	2,71	1,30	3,60	0,73	3,65	0,45	29	sans cônes
7 septembre	1208	89,35	1,75	0,55	3,43	0,43	1,66	0,74	23	sans cônes
Tettnang 101 n° 1										
20 juillet	923	88,49	2,45	0,93	3,47	0,52	2,80	0,41	27	
6 août	1067	89,60	2,52	1,18	3,07	0,91	4,04	0,66	49	sans cônes
23 septembre	1397	90,33	1,71	0,75	3,19	0,43	1,66	1,12	32	sans cônes

Groene Bel										
19 juillet	684	87,79	2,42	1,09	2,85	0,69	2,99	0,35	29	
9 août	964	90,00	2,17	1,30	3,22	1,14	3,97	0,45	43	sans cônes
13 septembre	1146	89,15	2,24	1,12	2,99	0,43	1,93	0,36	22	sans cônes
Early promise										
20 juillet	717	88,97	2,63	0,99	1,88	0,65	3,87	0,33	87	
6 août	928	89,16	2,51	1,30	2,41	0,99	4,10	0,52	70	sans cônes
27 septembre	1105	90,84	1,57	0,51	3,59	0,49	1,55	0,94	24	sans cônes
Tettnang 101 n° 2										
20 juillet	941	88,96	2,70	1,22	3,33	0,61	3,39	0,37	30	
20 août	2163	88,51	2,46	1,19	2,68	0,65	2,83	0,53	34	
23 septembre	1902	90,19	2,04	1,05	3,43	0,50	2,28	1,10	32	
Northern Brewer										
20 juillet	801	87,16	2,53	1,12	3,23	1,41	2,73	0,48	29	
6 août	877	89,30	2,49	1,12	3,86	1,15	1,73	0,40	33	sans cônes
20 septembre	1166	90,73	2,06	0,68	3,89	0,64	1,84	1,00	32	sans cônes
Styrian Goldings										
20 juillet	798	90,04	2,42	1,15	3,43	0,88	3,23	0,43	34	
6 août	1072	89,49	2,55	1,68	3,12	1,52	4,42	0,96	49	sans cônes
28 septembre	817	90,82	1,99	0,77	2,77	0,42	1,84	1,04	30	sans cônes
Hybride V/69										
2 juillet	469	90,31	2,76	1,28	3,34	0,88	4,30	0,56	32	
28 août	1140	89,09	2,14	0,75	4,48	0,59	2,08	0,56	24	sans cônes
28 septembre	751	90,72	2,07	0,69	2,56	0 36	2,02	1,18	26	sans cônes

En ramenant les chiffres précédents en pour cent de matière sèche, nous obtenons les valeurs suivantes :

Variétés et dates de la récolte	Poids de la mat. sèche de la plante en gr	N %	P_2O_5 %	CaO %	MgO %	K_2O %	Na_2O %	Mn ppm.	Observations
Hallertau 18/35 n° 1									
20 juillet	652,3	2,87	1,21	4,40	0,99	3,65	0,39	74	
2 août	1486,8	1,64	1,14	3,12	0,64	2,52	0,40	22	
17 septembre	1772.1	2,05	0 92	3,89	0,63	2,08	0,63	46	
Hallertau 18/35. n° 2									
20 juillet	690,1	2,86	1,17	3,89	0,86	3,55	0,46	44	
2 août	705,9	2,56	1,40	5,17	0,89	3,68	0,62	36	sans cônes
17 septembre	1152,2	1,70	0,67	3,38	0,57	1,50	0,55	62	sans cônes
Saaz 25									
20 juillet	774,2	2,61	1,00	4,16	0,64	3,02	0,43	37	
2 août	790,9	3,05	1,46	4,05	0,82	4,11	0,50	32	sans cônes
7 septembre	1079,3	1,95	0,61	3,83	0,48	1,86	0,83	26	sans cônes
Tettnang 101 n° 1									
20 juillet	816,8	2,77	1,05	3,92	0,59	3,16	0,46	31	
6 août	956,0	2,81	1,32	3,43	1,02	4,51	0,73	55	sans cônes
29 septembre	1261,9	1,89	0,83	3,53	0,48	1,84	1,24	35	sans cônes

Groene Bel									
19 juillet	600,5	2,76	1,24	3,24	0,79	3,40	0,40	33	
9 août	867,6	2,41	1,44	3,58	1,27	4,41	0,50	48	sans cônes
13 septembre	1021,7	2,51	1,25	3,35	0,48	2,16	0,40	25	sans cônes
Early Promise									
20 juillet	637,9	2,95	1,11	2,11	0,73	4,35	0,37	98	
6 août	827,4	2,81	1,45	2,70	1,11	4,60	0,58	78	sans cônes
27 septembre	1003,8	1,72	0,56	3,95	0,54	1,71	1,03	26	sans cônes
Tettnang 101 n° 2									
20 juillet	837,1	3,03	1,37	3,74	0,68	3,81	0,42	34	
20 août	1914,5	2,78	1,34	3,02	0,73	3,20	0,60	38	
23 septembre	1715,4	2,28	1,16	3,80	0,55	2,52	1,22	35	
Northern Brewer									
20 juillet	698,2	2,90	1,28	3,70	1,62	3,13	0,55	23	
6 août	783,2	2,78	1,25	4,32	1,28	1,94	0,45	37	sans cônes
20 septembre	1057,9	2,27	0,75	4,29	0,70	2,02	1,10	35	sans cônes
Styrian Goldings									
20 juillet	718,5	2,69	1,28	3,81	0,98	3,65	0,48	38	
6 août	959,3	2,85	1,88	3,48	1,70	4,94	1,07	55	sans cônes
28 septembre	742,0	2,19	0,85	3,04	0,46	2,02	1,14	33	sans cônes
Hybride V/79									
2 août	423,6	3,06	1,42	3,70	0,97	4,76	0,62	35	
28 août	1015,6	2,40	0,84	5,03	0,66	2,33	0,63	27	sans cônes
28 septembre	680,4	2,28	0,76	2,82	0,40	2,23	1,30	29	sans cônes

ANALYSE DES CÔNES

Teneur en éléments par rapport à la matière sèche.

	Poids de la mat. sèche de la plante en gr.	N %	P_2O_5 %	CaO %	MgO %	K_2O %	Na_2O %	Mn ppm.	Observations
Styrian Goldings									
6 août	76,264	4,60	2,56	2,33	0,94	3,09	0,75	59	
28 septembre	750,3	2,86	1,48	2,16	0,50	2,79	1,25	37	
Tettnang 101									
6 août	71,061	4,20	3,11	2,30	0,89	4,21	0,48	69	
23 septembre	595,0	2,91	1,74	1,26	0,57	3,12	0,86	41	
Northern Brewer									
6 août	81,840	4,93	2,79	2,17	0,96	4,31	0,86	60	
20 septembre	831,8	2,86	1,46	0,93	0,48	2,51	1,03	51	
Saaz 25									
2 août	38,696	5,06	3,16	2,04	0,59	4,35	0,47	51	
7 septembre	537,6	2,70	1,40	1,05	0,43	3,36	0,48	26	
Groene Bel									
9 août	62,136	3,44	3,38	2,64	1,13	3,37	0,61	88	
13 septembre	812,0	3,23	2,09	2,03	0,69	2,59	0,40	35	
Early Promise									
6 août	65,047	4,84	2,72	1,69	0,93	4,11	1,08	52	
27 septembre	772,8	2,82	1,45	1,77	0,53	3,26	0,76	33	
Hallteran 18 25									
2 août	24,600	5,45	3,73	2,34	1,09	4,52	1,18	34	
17 septembre	523,3	2,49	1,52	1,19	0,50	2,95	0,98	46	
Hybride V/69									
28 août	107,945	4,35	2,24	1,28	0,65	2,91	0,36	43	
28 septembre	372,9	2,11	1,57	1,39	0,45	3,21	1,49	30	

Poids en grammes et par plante, de chaque élément enlevé au sol.

Variétés et dates de la récolte	Matière sèche	N	P_2O_5	CaO	MgO	K_2O	Na_2O	Mn	Observations
Hallertau 18/35 n° 1									
20 juillet	652,3	18,72	7,89	28,70	6,46	23,81	0,25	0 0482	
2 août	1486,8	24,38	16,95	46,39	9,52	37,47	0,59	0,0327	
17 septembre	1772,1	36,33	16,30	68,93	11,16	36,86	1,12	0,0815	
Hallertau 18/35 n° 2									
20 juillet	690,1	19,74	8,07	26,84	5,93	24,50	0,32	0,0304	
2 août	705,9	18,07	9,88	36,50	6,28	25,98	0,44	0,0254	sans cônes
	24,6	1,34	0,92	0,58	0,27	1,11	0,03	0,0008	cônes
	730,5	19,41	10,80	37,08	6,55	27,09	0,47	0,0262	total au 2 août
17 septembre	1152,2	19,59	7,72	38,94	6,57	17,28	0,63	0,0714	sans cônes
	523,3	13,03	7,95	6,23	2,62	15,44	0,51	0,0241	cônes
	1675,5	32,62	15,67	45,17	9,19	32,72	1,14	0,0955	total au 17 sept.

Saaz 25									
20 juillet	774,2	20,20	7,74	32,21	4,95	23,38	0,33	0,0286	
2 août	790,9	24,12	11,55	32 03	6,49	32,51	0,40	0,0253	sans cônes
	38,7	1,96	1,22	0,79	0,23	1,68	0,02	0,0020	cônes
	829,6	26,08	12.77	32,82	6,72	34,19	0,42	0,0273	total au 2 août
7 septembre	1079,3	21,05	6,58	41,34	5,18	20,07	0,89	0,0281	sans cônes
	537,6	14,52	7,53	5,64	2,31	18,06	0,26	0,0140	cônes
	1616,9	35,57	14,11	46,98	7,49	38,13	1,15	0,0421	total au 7 sept.
Tettnang 101 n° 1									
20 juillet	816,8	22,63	8,58	32,02	4,82	25,81	0,38	0,0253	
6 août	956,0	26,86	12,62	32,79	9,75	43,12	0,70	0,0526	sans cônes
	71,1	2,98	2,21	1,63	0,63	2,99	0,03	0,0049	cônes
	1027,1	29,84	14,83	34,42	10,38	46,11	0,73	0,0575	total en 6 août
23 septembre	1261,9	23,85	10,47	44,55	6,06	23,22	1,56	0,0442	sans cônes
	595,0	17,31	10,35	7,50	3,40	18,56	0,51	0,0244	cônes
	1856,9	41,16	20,82	52,05	9,46	41,78	2,07	0,0686	total au 23 sept.

Groene Bel									
19 juillet	600,5	16,57	7,45	19,46	4,74	20,42	0,24	0,0198	
9 août	867,6	20,90	12,49	31 06	11,02	38,26	0,43	0,0416	sans cônes
	62,1	2,13	2,10	1,64	0,70	2,09	0,04	0,0054	cônes
	929,7	23,03	14,59	32,70	11,72	40,35	0,47	0,0470	total au 9 août
13 septembre	1021,7	25,64	12,77	34,23	4,90	22,07	0,41	0,0255	sans cônes
	812,0	26,23	16,97	16,48	5,60	21,03	0,32	0,0284	cônes
	1833,7	51,87	29,74	50,71	10,50	43,10	0,73	0,0539	total au 13 sept.
Early Promise									
20 juillet	637,9	18,82	7,08	13,46	4,66	27,75	0,23	0,0625	
6 août	827,4	23,25	12,00	22,34	9,18	38,06	0,48	0,0645	sans cônes
	65,0	3,14	1,77	1,10	0,60	2,67	0,07	0,0022	cônes
	892,4	26,39	13,77	23,44	9,78	40,73	0,55	0,0667	total au 6 août
27 septembre	1003,8	17,27	5,62	39,65	5,42	17,16	1,03	0,0261	sans cônes
	772,8	21,80	11,20	13,68	4,10	25,19	0,59	0,0255	cônes
	1776,6	39,07	16,82	53,33	9,52	42,35	1,62	0,0516	total au 27 sept.

Tettnang 101, n° 2									
20 juillet	837,1	25,36	11,47	31,31	5,69	31,89	0,35	0,0284	
20 août	1914,5	53,22	25,65	57,81	13,97	61,26	1,14	0,0727	
23 septembre	1715,4	39,11	19,90	65,18	9,43	43,23	2,09	0,0600	
Northern Brewer									
20 juillet	698,2	20,25	8,94	25,83	11,31	21,85	0,38	0,0230	
6 août	783,2	21,77	9,79	33,83	10,02	15,19	0,35	0,0290	sans cônes
	81,8	4,03	2,28	1,78	0,78	3,52	0,07	0,0049	cônes
	865,0	25,80	12,07	35,61	10,80	18,71	0,42	0,0339	total au 6 août
20 septembre	1057,9	24,01	7,93	45,38	7,40	21,37	1,16	0,0370	sans cône
	831,8	23,79	12,14	7,73	4,00	20,88	0,86	0,0424	cônes
	1889,7	47,80	20,07	53,11	11,40	42,25	2,02	0,0794	total au 20 sept.

Styrian Goldings									
20 juillet	718,5	19,33	9,20	27,37	7,04	26,23	0,34	0,0273	
6 août	959,3	27,34	18,03	33,38	16,31	47,39	1,02	0,0528	sans cônes
	76,3	3,50	1,95	1,78	0,71	2,36	0,06	0,0045	cônes
	1035,6	30,84	19,98	35,16	17,02	49,75	1,08	0,0573	total au 6 août
28 septembre	742,0	16,25	6,31	22,56	3,41	14,99	0,85	0,0245	sans cônes
	750,3	21,46	11,10	16,21	3,75	20,93	0,94	0,0278	cônes
	1492,3	37,71	17,41	38,77	7,16	35,92	1,79	0,0523	total au 28 sept.
Hybride V/69									
2 août	423,6	12,96	6,02	15,67	4,11	20,16	0,26	0,0148	
28 août	1015,6	24,37	8,53	51,08	6,70	23,66	0,64	0,0274	sans cônes
	107,9	4,69	2,42	1,38	0,70	3,14	0,04	0,0046	cônes
	1123,5	29,06	10,95	52,46	7,40	26,80	0,68	0,0320	total au 28 août
28 septembre	680,4	15,51	5,17	19,19	2,72	15,17	0,88	0,0197	sans cônes
	372,9	7,87	5,85	5,18	1,68	11,97	0,56	0,0011	cônes
	1053,3	23,38	11,02	24,37	4,40	27,14	1,44	0,0208	total au 28 sept.

Récolte 1955

ANALYSE DE PLANTES SÉCHÉES À 35/40°

Variétés et dates de la récolte	Poids de la plante après essication en gr	Humidité restante %	N %	P_2O_5 %	CaO %	MgO %	K_2O %	Na_2O %	Mn ppm.	Observations
Northern Brewer										
18 juillet	935	10,65	2,89	0,84	2,94	0,86	2,80	0,27	33	
1 août	1107	11,39	2,70	0,69	2,87	0,61	3,00	0,33	50	sans cônes
13 septembre	1406	9,97	1,58	0,44	3,06	0,42	1,80	0,37	25	sans cônes
Early Promis										
18 juillet	670	10,49	3,05	0,90	2,10	0,73	3,30	0,24	44	
8 août	1156	10,35	2,16	0,50	2,50	0,50	2,65	0,26	36	sans cônes
13 septembre	1364	9,51	2,70	0,45	3,37	0,43	2,10	0,23	39	sans cônes
Saaz										
18 juillet	966	10,63	3,00	0,67	3,14	0,63	3,15	0,20	37	
8 août	1100	11,48	2,73	0,52	2,38	0,57	3,20	0,22	39	sans cônes
2 septembre	1209	10,12	2,00	0,48	1,94	0,49	2,70	0,49	38	sans cônes

Styrian Goldings										
18 juillet	694	11,31	3,07	0,83	2,60	0,77	3'20	0,26	33	
5 août	1156	11,29	2,70	0,52	2,82	0,52	2,20	0,13	39	sans cônes
14 septembre	1327	10,35	2,35	0,56	3,36	0,63	2,45	0,41	32	sans cônes
Tettnang 101 (n° 1)										
18 juillet	869	9,80	2,57	0,55	2,02	0,73	3,00	0,20	38	
5 août	1564	10,48	2,42	046	2,23	0,38	3,05	0,29	27	sans cônes
13 septembre	1508	10,30	1,82	0,37	3,22	0,40	2,45	0,77	46	sans cônes
Tettnang 101 (n° 2)										
18 juillet	1001	10,30	2,70	0,78	1,89	0,59	2,45	0,23	31	
5 août	1577	10,35	2,57	0,59	2,55	0,40	3,00	0,33	29	
13 septembre	2838	10,46	2,17	0,80	2,70	0,50	2,80	0,33	38	
Hallertau 18/35 (n° 1)										
18 juillet	988	10,55	2,81	0,71	2,42	0,73	3,10	0,23	36	
2 août	1422	10,59	2,52	0,61	2,97	0,68	2,85	0,22	32	sans cônes
13 septembre	1730	11,05	1,36	0,37	2,68	0,53	1,35	0,26	23	sans cônes
Hallertau 18/35 (n° 2)										
18 juillet	1015	9,89	2,90	0,80	2,05	0,68	2,95	0,18	34	
8 août	1739	11,14	2,89	0,59	3,21	0,67	3,00	0,23	44	
13 septembre	1941	10,40	1,75	0,68	1,81	0,37	1,90	0,27	24	

Récolte 1955

En ramenant les chiffres précédents en pour cent de matière sèche, nous obtenons les valeurs suivantes :

Variétés et dates de la récolte	Poids de la mat. sèche de la plante en gr	N %	P_2O_5 %	CaO %	MgO %	K_2O %	Na_2O ‰	Mn ppm.	Observations
Northern Brewer									
18 juillet	835,4	3,23	0,94	3,29	0,96	3,13	0,30	36	
1 août	980,9	3,04	0,78	3,23	0,69	3,38	0,37	56	sans cônes
13 septembre	1265,8	1,75	0,49	3,39	0,47	1,99	0,41	28	sans cônes
Early Promise									
18 juillet	599,7	3,41	1,00	2,34	0,82	3,68	0,27	49	
8 août	1036,4	2,41	0,56	2,78	0,56	2,95	0,29	40	sans cônes
13 septembre	1234,3	2,98	0,50	3,72	0,48	2,31	0,25	43	sans cônes
Saaz									
18 juillet	863,3	3,35	0,75	3,51	0,68	3,52	0,22	41	
8 août	973,7	3,08	0,59	2,68	0,64	3,61	0,25	44	sans cônes
2 septembre	1086,7	2,22	0,53	2,15	0,54	3,00	0,54	42	sans cônes
Styrian Goldings									
18 juillet	615,5	3,46	0,93	2,93	0,87	3,61	0,29	37	
5 août	1025,5	3,04	0,59	3,17	0,58	2,48	0,15	44	sans cônes
14 septembre	1189,6	2,62	0,62	3,74	0,70	2,73	0,46	36	sans cônes

Tettnang 101 (n° 1)									
18 juillet	783,8	2,84	0,61	2,23	0,81	3,32	0,22	42	
5 août	1400,0	2,70	0,51	2,49	0,42	3,40	0,32	30	sans cônes
13 septembre	1352,7	2,02	0,41	3,59	0,45	2,73	0,85	51	sans cônes
Tettnang 101 (n° 2)									
18 Juillet	897,9	3,01	0,86	2,10	0,65	2,73	0,25	34	
5 août	1413,8	2,86	0,65	2,84	0,44	3,34	0,36	32	
13 septembre	2541,1	2,42	0,89	3,01	0,56	3,12	0,36	42	
Hallertau 18/35 (n° 1)									
18 juillet	883,8	3,14	0,79	2,70	0,81	3,46	0,26	40	
2 août	1271,4	2,81	0,68	3,32	0,76	3,18	0,25	36	sans cônes
13 septembre	1538,8	1,52	0,41	3,01	0,59	1,51	0,29	25	sans cônes
Hallertau 18/35 (n° 2).									
18 juillet	914,6	3,21	0,88	2,27	0,75	3,27	0,20	38	
8 août	1545,4	3,25	0,66	3,61	0,75	3,37	0,26	49	
13 septembre	1739,1	1,95	0,76	2,02	0,41	2,12	0,30	27	

ANALYSE DES CÔNES

Teneur en éléments par rapport à la matière sèche

	Poids de la M. S. en gr	N %	P_2O_5 %	CaO %	MgO %	K_2O %	Na_2O %	Mn ppm.	Observations
Northern Brewer									
1 août	44,7	6,04	1,87	2,70	0,72	3,19	0,31	74	
13 septembre	651,9	2,72	1,11	1,07	0,43	2,90	0,20	33	
Early Promise									
8 août	58,4	4,92	1,87	1,64	0,64	3,16	0,39	58	
13 septembre	761	2,84	1,00	1,29	0,55	3,27	0,26	51	
Saaz 25									
8 août	65	5,93	2,21	1,66	0,68	3,34	0,31	71	
2 septembre	463	2,90	1,16	0,91	0,58	3,61	0,18	47	
Styrian Goldings									
5 août	56	5,87	1,77	1,30	0,84	3,32	0,30	52	
14 septembre	502,1	3,08	1,11	1,19	0,54	3,26	0,20	37	
Tettnang 101									
5 août	45,6	5,99	2,32	1,78	0,67	3,36	0,33	59	
13 septembre	601,1	3,04	0,94	1,15	0,45	3,16	0,22	39	
Hallertau 18/35									
2 août	77,7	5,41	2,11	1,81	0,66	3,17	0,29	63	
13 septembre	847,7	2,39	1,15	1,23	0,48	2,98	0,22	35	

Poids en grammes et par plante, de chaque élément enlevé au sol.

Variétés et dates de la récolte	Matière sèche	N	P_2O_5	CaO	MgO	K_2O	Na_2O	Mn	Observations
Northern Brewer									
18 juillet	835,4	26,98	7,85	27,49	8,02	26,15	0,250	0,0300	
1 août	980,9	29,82	7,65	31,68	6,77	33,15	0,362	0,0549	sans cônes
	44,7	2,70	0,83	1,20	0,32	1,42	0,014	0,0033	cônes
	1025,6	32,52	8,48	32,88	7,09	34,57	0,376	0,0582	total au 1 août
13 septembre	1265,8	22,15	6,20	42,91	5,95	25,19	0,519	0,0354	sans cônes
	651,9	17,73	7,23	6,98	2,80	18,90	1,303	0,0215	cônes
	1917,7	39,88	13,43	49,89	8,75	44,09	1,822	0,0569	total au 13 sept.
Early Promise	599,7	20,45	6,00	14,03	4,91	22,07	0,162	0,0294	
18 juillet	1036,4	24,98	5,80	28,81	5,80	30,57	0,300	0,0414	sans cônes
8 août	58,4	2,87	1,09	0,96	0,37	1,84	0,023	0,0034	cônes
	1094,8	27,85	6,89	29,77	6,17	32,41	0,323	0,0448	total au 8 août
13 septembre	1234,3	36,78	6,17	45,91	5,92	28,51	0,308	0,0531	sans cônes
	761	21,61	7,61	9,21	4,19	24,88	1,979	0,0388	cônes
	1985,3	58,39	13,78	55,12	10,11	53,39	2,287	0,0919	total au 13 sept.

Saaz									
18 juillet	863,3	28,92	6,47	30,30	5,87	30,39	0,190	0,0354	
8 août	973,7	29,99	5,16	26,09	6,23	35,15	0,243	0,0428	sans cônes
	65	3,85	1,43	1,08	0,44	2,17	0,020	0,0046	cônes
	1038,7	33,84	6,59	27,17	6,67	37,32	0,263	0,0474	total au 8 août
2 septembre	1086,7	24,12	5,76	23,36	5,87	32,60	0,587	0,0456	sans cônes
	463	13,42	5,37	4,21	2,69	16,71	0,833	0,0218	cônes
	1549,7	37,54	11,13	27,57	8,56	49,31	1,420	0,0674	total au 2 sept.
Styrian Goldings	615,5	21,30	5,72	18,03	5,35	22,22	0,178	0,0228	
18 juillet	1025,5	31,18	6,05	32,51	5,95	25,43	0,154	0,0451	sans cônes
5 août	56	3,29	0,99	0,73	0,47	1,86	0,017	0,0029	cônes
	1081,5	34,17	7,04	33,24	6,42	27,29	0,171	0,0480	total au 5 août
14 septembre	1189,6	31,17	7,38	44,49	8,32	32,48	0,547	0,0428	sans cônes
	502,1	15,46	5,57	5,97	2,71	16,37	1,004	0,0186	cônes
	1691,7	46,63	12,95	50,46	11,03	48,85	1,551	0,0614	total au 14 sept.

Tettnang 101 (n° 1)									
18 juillet	783,8	22,26	4,78	17,48	6,35	26,02	0,172	0,0329	
5 août	1400,0	37,80	7,14	34,86	5,88	47,60	0,448	0,0420	sans cônes
	45,6	2,73	1,06	0,81	0,31	1,53	0,015	0,0027	cônes
	1445,6	40,53	8,20	35,67	6,19	49,13	0,463	0,0447	total au 5 août
13 septembre	1352,7	27,32	5,55	48,56	6,09	36,93	1,149	0,0690	sans cônes
	601,1	18,27	5,65	6,91	2,70	18,99	1,322	0,0234	cônes
	1953,8	45,59	11,20	55,47	8,79	55,92	2,471	0,0924	total au 13 sept.
Tettnang 101 (n° 2)									
18 juillet	897,9	27,03	7,72	18,86	5,84	24,51	0,224	0,0305	
5 août	1413,8	40,43	9,19	40,15	6,22	47,22	0,509	0,0452	
13 septembre	2541,1	61,49	22,62	76,49	14,23	79,28	0,914	0,1067	total au 13 sept.
Hallertau 18/35 (n° 1)									
18 juillet	883,8	27,75	6,98	23,86	7,16	30,58	0,230	0,0354	
2 août	1271,4	35,73	8,64	42,21	9,66	40,43	0,317	0,0458	sans cônes
	77,7	4,20	1,64	1,41	0,51	2,46	0,023	0,0049	cônes
	1349,1	39,93	10,28	43,62	10,17	42,89	0,340	0,0507	total au 2 août
13 septembre	1538,8	23,39	6,31	46,32	9,08	23,24	0,446	0,0385	sans cônes
	847,7	20,26	9,75	10,43	4,07	25,26	1,865	0,0297	cônes
	2386,5	43,65	16,06	56,75	13,15	48,50	2,311	0,0682	total au 13 sept.
Hallertau 18/35 (n° 2)									
18 juillet	914,6	29,36	8,05	20,76	6,86	29,91	0,183	0,0348	
8 août	1545,4	50,23	10,20	55,79	11,59	52,08	0,402	0,0757	
13 septembre	1739,1	33,91	13,22	35,13	7,13	36,87	0,521	0,0470	total au 13 sept.

Récolte 1956

ANALYSE DES PLANTES SÉCHÉES À 35-40°

Variétés et dates de la récolte	Poids de la plante après dessication en gr	Humidité restante %	N %	P_2O_5 %	CaO %	MgO %	K_2O %	Na_2O %	Mn ppm	Observations
Hallertau 18/35										
20 juillet	562	10,70	2,61	0,90	2,41	0,69	3,30	0,28	22	
2 août	1076	10,79	2,66	0,73	2,22	0,86	3,20	0,37	46	sans cônes
19 septembre	1588	9,77	2,08	0,76	3,90	0,90	1,80	0,41	27	sans cônes
Hallertau 18/35										
20 juillet	629	10,99	2,94	0,92	2,53	0,91	2,95	0,28	18	
18 août	1727	10,23	2,68	0,80	2,39	0,79	2,65	0,39	26	
19 septembre	1953	10,02	2,15	0,94	2,84	0,88	1,75	0,44	26	
Tettnang 101										
27 juillet	770	10,15	3,45	1,38	2,52	0,77	3,60	0,34	30	
10 août	1110	11,17	2,54	0,95	2,30	0,65	2,95	0,39	30	sans cônes
22 septembre	1050	10,15	1,89	0,56	3,12	0,63	2,70	1,16	25	sans cônes

Tettnang 101										
27 juillet	569	10,87	3,12	1,06	2,37	1,08	4,00	0,31	35	
18 août	1144	9,52	2,68	1,04	2,38	0,84	3,20	0,64	34	
22 septembre	1496	9,91	2,35	0,78	3,13	0,89	3,45	0,95	30	
John Ford										
27 juillet	417	10,95	3,82	1,16	2,02	0,79	2,35	0,26	30	
16 août	793	10,70	3,31	1,07	2,51	0,95	3,10	0,33	27	sans cônes
27 septembre	1185	9,46	2,52	0,66	2,61	0,84	1,95	0,48	26	sans cônes
Early Promise										
27 juillet	472	10,62	2,80	1,46	2,44	0,74	4,10	0,32	27	
14 août	838	9,62	2,89	0,88	2,4	0,89	2,85	0,44	23	sans cônes
27 septembre	1364	9,28	2,09	0,49	3,11	0,79	2,05	0,53	39	sans cônes
Saaz 25										
27 juillet	938	10,45	2,44	1,34	2,38	0,68	3,25	0,27	33	
8 août	1181	10,41	2,36	0,92	2,08	0,57	2,90	0,32	28	sans cônes
22 septembre	1746	9,38	2,08	0,87	3,41	0,68	2,65	0,71	25	sans cônes
Northern Brewer										
20 juillet	904	11,12	2,95	1,26	2,98	1,02	3,25	0,28	21	
2 août	1580	10,14	2,95	0,98	2,49	0,92	2,75	0,40	31	sans cônes
24 septembre	1773	10,18	2,10	0,81	3,85	1,13	2,15	0,73	25	sans cônes

En ramenant les chiffres précédents en pour cent de matières sèches, nous obtenons les valeurs suivantes :

Variétés et dates de la récolte	Poids de la mat. sèche de la plante en gr.	N %	P_2O_5 %	CaO %	MgO %	K_2O %	Na_2O %	Mn ppm	Observations
Hallertau 18/35									
20 juillet	501,9	2,92	1,00	2,69	0,77	3,69	0,31	24,6	
2 août	959,9	2,98	0,82	2,49	0,96	3,58	0,41	51,5	sans cônes
19 septembre	1432,9	2,30	0,84	4,32	1,00	1,99	0,45	30,-	sans cônes
Hallertau 18/35									
20 juillet	559,9	3,30	1,03	2,84	1,02	3,31	0,31	20,2	
18 août	1550.3	2,98	0,89	2,66	0,88	2,95	0,43	28,9	
19 septembre	1757,3	2,39	1,04	3,16	0,48	1,94	0,49	28,9	
Tettnang 101									
27 juillet	691,8	3,84	1,53	2,80	0,86	4,00	0,38	33,4	
10 août	986,0	2,86	1,07	2,59	0,73	3,32	0,44	33,8	sans cônes
22 septembre	943,4	2,10	0,62	3,47	0,70	3,00	1,29	27,8	sans cônes

Tettnang 101									
27 juillet	507 1	3,50	1,19	2,66	1,21	4,48	0,35	39,2	
18 août	1035,1	2,96	1,15	2,63	0,93	3,54	0,71	37,6	
22 septembre	1347,8	2,61	0,87	3,47	0,99	3,83	1,05	33,3	
John Ford									
27 juillet	371,3	4,29	1,30	2,27	0,89	2,64	0,29	33,7	
16 août	708,1	3,70	1,20	2,81	1,06	3,47	0,37	30,2	sans cônes
27 septembre	1069,8	2,79	0,73	2,89	0,93	2,16	0,53	28,8	sans cônes
Early Promise									
27 juillet	421,9	3,13	1,63	2,73	0,83	4,58	0,36	30,2	
14 août	747,4	3,20	0,97	2,72	0,98	3,15	0,49	25,4	sans cônes
27 septembre	1237,4	2,30	0,54	3,43	0,87	2,26	0,58	43	
Saaz 25									
27 juillet	840,0	3,28	1,50	2,66	0,76	3,63	0,30	36,8	
8 août	1058,1	2,63	1,03	2,32	0,64	3,24	0,36	31,2	sans cônes
22 septembre	1582,2	2,29	0,96	3,76	0,75	2,92	0,78	27,6	sans cônes
Northern Brewer									
20 juillet	803,5	3,32	1,42	3,35	1,15	3,66	0,32	23,6	
2 août	1419,8	3,28	1,09	3,32	1,02	3,06	0,44	34,5	sans cônes
24 septembre	1592,5	2,34	0,90	4,29	1,26	2,39	0,81	27,8	sans cônes

ANALYSE DES CÔNES

Teneur en éléments, par rapport à la matière sèche

Variétés et dates de la récolte	Poids de la matière sèche en gr	N %	P_2O_5 %	CaO %	MgO %	K_2O %	Na_2O %	Mn ppm	Observations
Hallertau 18/35									
2 août	57	5,79	2,33	1,66	1,29	1,91	0,52	56,2	
19 septembre	401	2,88	1,53	1,23	0,72	3,22	0,37	31	
Tettnang 101									
10 août	33,9	5,94	2,44	1,34	0,79	2,18	0,38	36,9	
22 septembre	222,9	3,22	1,36	1,22	0,52	3,36	0,48	23,5	
John Ford									
16 août	38,5	6,41	2,32	1,51	1,06	2,96	0,42	48	
27 septembre	241,5	3,77	1,39	1,15	0,82	2,68	0,28	28	
Early Promise									
14 août	76,0	5,11	2,12	1,31	1,05	2,66	0,52	46	
27 septembre	569,2	3,03	0,98	1,17	0,79	3,37	0,35	35,4	
Saaz 25									
8 août	42,4	5,35	2,53	1,26	0,95	3,05	0,33	44,1	
22 septembre	419,2	2,82	1,64	0,95	0,82	3,60	0,48	26,6	
Northern Brewer									
2 août	55,3	5,95	2,25	1,57	0,99	3,02	0,52	46,7	
24 septembre	516,1	3,17	1,57	1,09	0,77	2,82	0,54	35,3	

Poids en grammes et par plante, de chaque élément enlevé au sol.

Variétés et dates de la récolte	Matière sèche	N	P_2O_5	CaO	MgO	K_2O	Na_2O	Mn	Observations
Hallertau 18/35									
20 juillet	501,9	14,66	5,02	13,50	3,86	18,52	0,156	0,0123	
2 août	959,9	28,60	7,87	23,90	9,21	34,36	0,394	0,0494	sans cônes
	57	3,30	1,33	0,95	0,74	1,09	0,030	0,0032	cônes
	1016,9	31,90	9,20	24,85	9,95	35,45	0,424	0,0526	total au 2 août
19 septembre	1432,9	32,96	12,04	61,90	14,33	28,51	0,645	0,0429	sans cônes
	401	11,55	6,14	4,93	2,88	12,91	0,148	0,0124	cônes
	1833,9	44,51	18,18	66,83	17,21	41,42	0,793	0,0553	total au 19 sept.
Hallertau 18/35									
20 juillet	559,9	18,48	5,77	15,90	5,72	18,53	0,173	0,0113	
18 août	1550,3	46,20	13,80	41,24	13,64	45,73	0,666	0,0448	
19 septembre	1757,3	42,00	18,28	55,53	17,22	34,09	0,861	0,0508	
Tettnang 101									
27 juillet	691,8	26,57	10,58	19,37	5,95	27,67	0,263	0,0231	
10 août	986,0	28,20	10,55	25,54	7,20	32,71	0,433	0,0333	sans cônes
	33,9	2,01	0,83	0,45	0,27	0,74	0,013	0,0013	cônes
	1019,9	30,21	11,38	25,99	7,17	33,48	0,446	0,0346	total au 10 août

22 septembre	943,4	19,81	5,85	32,74	6,60	28,30	1,217	0,0262	sans cônes
	222,9	7,17	3,03	2,72	1,16	7,49	0,107	0,0052	cônes
	1166,3	26,98	8,88	35,46	7,76	35,79	1,324	0,0314	total au 22 sept.
Tettnang 101									
27 juillet	507,1	17,75	6,03	13,49	6,14	22,72	0,177	0,0199	
18 août	1035,1	30,64	11,90	27,22	9,63	36,64	0,735	0,0389	
	1347,8	35,18	11,73	46,77	13,34	51,62	1,415	0 0449	
22 septembre									
John Ford									
27 juillet	371,3	15,93	4,83	8,43	3,30	9,80	0,107	0,0125	
16 août	708,1	26,20	8,50	19,90	7,50	24,57	0,262	0,0214	sans cônes
	38,5	2,47	0,89	0,58	0,41	1,14	0,012	0,0018	cônes
	746,6	28,67	9,39	20,48	7,91	25,71	0,274	0,0232	total au 16 août
27 septembre	1069,8	29,85	7,81	30,92	9,95	23,11	0,567	0,0308	sans cônes
	241,5	9,10	3,36	2,78	1,98	6,47	0,068	0,0068	cônes
	1311,3	38,95	11,17	33,70	11,93	29,58	0,635	0,0376	total au 27 sept.
Early Promise									
27 juillet	421,9	13,21	6,88	11,52	3,50	19,32	0,152	0,0127	
14 août	757,4	24,24	7,35	20,60	7,42	23,86	0,371	0,0192	sans cônes
	76,0	3,88	1,61	1,00	0,80	2,02	0,040	0,0035	cônes
	833,4	28,12	8,96	21,60	8,22	25,88	0,411	0,0227	total au 14 août
27 septembre	1237,4	28,46	6,68	42,44	10,77	27,97	0,718	0,0532	sans cônes
	569,2	17,25	5,58	6,66	4,50	19,18	0,199	0,0201	cônes
	1806,6	45,71	12,26	49,10	15,27	47,15	0,917	0,0733	total au 27 sept.

Saaz 25									
27 juillet	840,0	27,55	12,60	22,34	6,38	30,49	0,252	0,0309	
8 août	1058,1	27,83	10,90	24,55	6,77	34,28	0,381	0,0330	sans cônes
	42,4	2,27	1,07	0,53	0,40	1,29	0,014	0,0019	cônes
	1100,5	30,10	11,97	25,08	7,17	35,57	0,395	0,0349	total au 8 août
22 septembre	1582,2	36,23	15,19	59,50	11,87	46,20	1,234	0,0436	sans cônes
	419,2	11,82	6,87	3,98	3,44	15,09	0,201	0,0011	cônes
	2001,4	48,05	22,06	63,48	15,31	61,29	1,435	0,0447	total au 22 sept.
Northern Brewer									
20 juillet	803,5	26,68	11,41	26,92	9,24	29,41	0,257	0,0189	
2 août	1419,8	46,57	15,48	47,14	14,48	43,45	0,625	0,0490	sans cônes
	55,3	3,29	1,24	0,87	0,55	1,67	0,029	0,0026	cônes
	1475,1	49,86	16,72	48,01	15,03	45,12	0,654	0,0516	total au 2 août
24 septembre	1592,5	37,26	14,33	68,32	20,07	38,06	1,290	0,0443	sans cônes
	516,1	16,36	8,10	5,63	3,97	14,55	0,279	0,0018	cônes
	2108,6	53,62	22,43	73,95	24,04	52,61	1,569	0,0461	total au 24 sept.

Sur la base de 3000 plants à l'hectare, le houblon a enlevé les quantités suivantes par hectare et en kilos :

Variétés	Année	N	P_2O_5	CaO	MgO	K_2O	Na_2O	Mn
Groene Bel	1941	134	48	165		106,5		
	1942	119,7	50,6	169,4		172,0		
	1943	101,1	38,4	144,3		144,3		
	1945	111,0	48,0	84		84,5		
	1946	111,1	46,8	142,4		125,4		
	1949	116,9	34,8	176	20,8	139,0		
	1953	146,6	63,4	152,6	43,4	217,2	5,5	0,156
	1954	155,6	89,2	152,1	31,5	129,3	2,2	0,162
	moyenne	124,5	52,4	128,4	31,9	139,8	3,8	0,159
Hybride V 69	1946	121,8	34	163,2		170,3		
	1949	79,3	27,6	78,6	13,1	94,7		
	1950	134,5	41,9	182,7	30,0	135,6		
	1953	140,4	34,9	85,7	19,5	125,8	2,4	0,070
	1954	70,1	33,1	88,1	13,2	81,4	4,3	0,062
	moyenne	109,2	34,6	119,7	18,9	121,6	3,3	0,066
Hallertau	1941	87,5	34,5	117,5		89		
	1943	85,2	22,0	94,3		72,2		
	1945	71,0	21,0	118,0		77,0		
	1946	86,2	32,9	75		104,4		

	1949	89,2	32,4	95,7	16,2	109,0		
	1952	92,5	30,7	138,4	16,2	120,7		
	1953	124,0	36,7	170,2	27,6	142,6	4,3	0,085
	1954	97,9	47,0	135,5	27,6	98,2	3,4	0,287
	1955	131,0	48,2	160,2	39,5	145,5	6,9	0,205
	1956	133,5	54,5	200,4	51,6	125,3	2,4	0,166
	moyenne	99,8	36,0	130,5	29,8	108,4	4,2	0,186
Tettnang	1949	114,8	33,7	143,8	26,3	145,7		
	1950	156,1	68,5	182,8	37,1	269,3		
	1952	138,8	146,7	190,8	25,5	174,3		
	1953	129,2	40	169,2	30,0	164,4	5,6	0,105
	1954	123,5	62,5	156,2	28,4	125,3	6,2	0,205
	1955	136,8	33,6	166,4	26,3	167,8	7,4	0,277
	1956	105,6	35,2	140,3	40,0	154,9	4,2	0,135
	moyenne	129,2	60,0	164,2	30,5	171,7	5,8	0,181
Northern Brewer	1953	111,1	47,5	111,8	27,7	100,2	2,5	0,150
	1954	143,4	60,2	159,3	34,2	126,8	6,1	0,238
	1955	119,6	40,3	149,7	26,3	132,3	5,5	0,171
	1956	160,9	67,3	221,9	72,1	157,8	4,7	0,138
	moyenne	133,7	53,8	160,7	40,0	129,2	4,7	0,174

Early Promise	1953	120,5	44,0	115,3	39,3	135,3	4,6	0,144
	1954	117,2	50,5	160,0	28,6	127,1	4,9	0,155
	1955	175,2	41,3	165,4	30,3	160,2	6,9	0,276
	1956	137,1	36,8	147,3	45,8	141,5	2,8	0,220
	moyenne	137,5	43,1	147,0	36,0	141,0	4,8	0,199
Styrian Goldings	1953	122,3	37,2	144,2	33,1	143,7	3	0,264
	1954	113,1	52,2	116,3	21,5	107,8	5,4	0,157
	1955	139,9	38,9	151,4	33,1	146,6	4,7	0,184
	moyenne	124,8	42,8	137,3	29,2	132,7	4,3	0,201
Saaz	1953	108,6	35,8	86,6	21,0	113,8	2,7	0,100
	1954	106,7	42,3	141	22,5	114,4	3,5	0,126
	1955	112,6	33,4	82,7	25,7	148	4,3	0,202
	1956	144,2	66,2	190,4	43,0	183,9	4,3	0,134
	moyenne	118,0	44,4	125,2	28,1	140,0	3,7	0,141
John Ford	1956	116,9	33,5	101,1	35,8	88,7	1,9	0,113

Observations

Nous pouvons retenir les observations suivantes :

1. L'absorption des éléments nutritifs s'effectue surtout pendant les deux mois qui précèdent la cueillette du houblon ;

2. Les exigences sont sous la dépendance de la variété et oscillent dans de larges limites allant du simple au double ;

3. Pour chaque variété, la chaux et la potasse sont les éléments prélevés au maximum, suivis par l'azote ;

4. L'acide phosphorique et la magnésie suivent une absorption sensiblement identique.

Le tableau ci-après, donnant le pourcentage de chaque élément enlevé par les cônes par rapport au total prélevé par la plante, nous montre que l'acide phosphorique, l'azote, la potasse et la magnésie participent surtout à la floraison du houblon, la chaux par contre intervient pour un pourcentage plus faible.

Aucune conclusion ne peut être tirée sur le comportement de la plante vis-à-vis de la soude et du manganèse. Constatons toutefois la grande divergence des résultats suivant les années et suivant les variétés considérées.

Pourcentage de chaque élément enlevé par les cônes, par rapport au total prélevé par la plante

Variétés		Matières sèches	N	P_2O_5	CaO	MgO	K_2O	Na_2O	Mn
Groene Bel	1953	54,6	64,9	60,5	30,5	52,8	49,6	79	54,6
	1954	44,2	50,5	57,4	32,5	53,3	48,5	43,8	52,7
Hybride V/69	1953	37,9	59,4	64,2	30,6	54,2	43,0	26,3	55,1
	1954	35,4	33,6	53,1	21,2	38,2	44,1	39,0	5,3
Hallertau	1953	42,7	54,0	66,0	19,5	58,8	48,7	27,4	44,2
	1954	31,2	39,9	50,7	13,7	28,5	47,2	44,7	25,2
	1955	35,5	46,4	60,7	18,4	31,0	52,1	80,7	43,5
	1956	21,9	25,9	33,8	7,4	16,7	31,2	18,7	22,4
Tettnang	1953	40,4	48,8	64,6	31,3	43,4	40	47,2	49,0
	1954	32,0	42,1	49,7	14,4	35,9	44,4	24,6	36,5
	1955	30,8	40,1	50,4	12,5	30,7	34,0	53,5	25,3
	1956	19,1	26,6	34,1	7,7	14,9	20,9	8,1	16,6
Northern Brewer	1953	39,5	36,6	67,0	18,3	27,9	39,3	15,2	37,1
	1954	44,0	49,8	60,5	14,6	35,1	49,4	42,6	53,4
	1955	34,0	44,5	53,8	14,0	32,0	42,9	71,5	37,8
	1956	24,5	30,5	36,1	7,6	16,5	27,7	17,8	3,9
Early Promise	1953	51,9	61,0	72,3	30,2	66,2	57,4	55,8	54,7
	1954	43,5	55,8	67,0	25,7	43,1	59,5	36,4	49,4
	1955	38,3	37,0	55,2	16,7	41,4	46,6	86,5	42,2
	1956	31,5	37,7	45,5	13,6	29,5	40,7	21,7	27,4
Styrian Goldings									
	1953	40,2	43,1	63,0	17,7	34,2	41,8	29,7	34,1
	1954	50,3	56,9	63,8	41,8	52,4	58,3	52,5	53,2
	1955	29,7	33,2	43,0	11,8	24,6	33,5	64,7	30,3
Saaz	1953	43,8	49,5	64,1	13,7	49,0	49,9	28,3	49,1
	1954	33,2	40,8	53,4	12,0	30,8	47,4	22,6	33,3
	1955	29,9	35,7	48,2	15,3	31,4	33,9	58,7	32,3
	1956	20,9	24,6	31,1	6,3	22,5	24,6	14 0	2,5
John Ford	1956	18,4	23,4	30,1	8,2	16,6	21,9	10,7	18,1

Formation de tumeurs à *Agrobacterium tumefaciens*, sans blessure préalable (*)

par Charles Bonnier (**)

Introduction

Parmi les diverses tumeurs végétales, le « crown-gall » est celle qui présente le plus d'analogies avec les tumeurs malignes animales. Aussi, son étude est-elle poursuivie dans de nombreux centres et la littérature qui concerne ce problème est extrêmement abondante ; il ne peut être question de l'analyser ici en détail. Rappelons seulement que cette tumeur est de nature infectieuse, en ce sens que le phénomène est nécessairement déclenché par une bactérie, *Agrobacterium tumefaciens*. Nous disons bien déclenché ; en effet, une fois le processus entamé, il ne peut plus, en principe, être arrêté, même après élimination de la bactérie inductrice. Signalons néanmoins que l'on aurait pu obtenir des tumeurs au moyen de filtrats ou d'extraits bactériens, obtenus dans des conditions déterminées, (Klein, R. M. (1), Manil P. Delcambe L. et Fourneau J.) (2).

Il est remarquable que cette bactérie est indifférenciable de nombreuses souches de *Rhizobium*, la bactérie des nodosités radiculaires des Légumineuses, agent de la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique, quelles que soient par ailleurs les méthodes d'identification utilisées, d'orde morphologique, biochimique, antigènique ou bactériophagique.

Tous les auteurs ont insisté sur le fait qu'une blessure non cicatrisée était indispensable, non seulement pour permettre l'introduction de la bactérie dans les tissus de l'hôte, mais encore, selon Braun (3) et Klein (1) notamment, pour que les substances de blessure conditionnent les cellules de l'hôte, et fournissent à la bactérie un ou des composés essentiels à la synthèse par celle-ci du principe inducteur de tumeur. Patty (4) a prétendu que la pénétration par les stomates était possible et suffisante pour produire des tumeurs. Mais Patty infestait les organes stomatifères par badigeonnage au moyen d'un pinceau et, en renouvelant ses expériences, Christiane Noël (5) a montré que l'utilisation d'un pinceau provoquait des blessures, parfois imperceptibles mais cependant incontestables. « Par ces

(*) Déposé à la rédaction le 28 septembre 1960.

(**) Associé du Fonds National de la Recherche Scientifique.

lésions insignifiantes, explique C. Noël (5), *Agrobacterium tumefaciens* doit pouvoir s'introduire dans les tissus et nous avons montré qu'il en est bien ainsi. Mais nos observations ne prouvent pas que la bactérie puisse pénétrer dans une plante intacte ». C. Noël se proposait de résoudre la question en plaçant des cellules de *A. tumefaciens* au contact d'un organe, sans provoquer la moindre blessure. La mort prématurée de C. Noël, note R. J. Gautheret, a empêché la réalisation de cette expérience décisive.

Si tous les auteurs admettent l'existence de tumeurs secondaires, apparaissant à distance du point d'inoculation, l'origine de celles-ci est, par contre très discutée. Smith (6) les considère comme résultant d'une infiltration de cellules de la tumeur primaire à travers les tissus ; elles seraient ainsi homologues des métastases que l'on observe chez les animaux cancéreux. Selon Robinson et Waldken (7), il semble au contraire que la bactérie soit capable de se propager à partir de la tumeur primaire, sous forme de zooglées (nouvelle analogie avec le *Rhizobium* d'ailleurs), en s'infiltrant dans les méats ou dans les vaisseaux. Ainsi, ce sont les bactéries qui se propageraient et provoqueraient le développement de tumeurs secondaires. Selon Manil P. (8), ces tumeurs secondaires résulteraient de diverticules du néoplasme primitif. Le même auteur cite Magrou (9) : « il existe des tumeurs secondaires se développant à des distances souvent considérables du foyer primitif, auquel elles sont reliées par des cordons délicats de cellules tumorales ».

Quoi qu'il en soit, le « principe inducteur de tumeur », dont la formation « in situ » implique la présence de substance de blessure, est unanimement admis dans la genèse du « crown-gall ».

Or, les essais que nous allons relater semblent démontrer que la blessure préalable n'est pas requise.

Matériel et Méthodes

Dans le cadre des essais que nous poursuivons sur la spécificité du *Rhizobium* et sur ses relations avec *Agrobacterium tumefaciens*, nous avons multiplié sur une grande échelle les cultures aseptiques de divers végétaux, non inoculés ou inoculés avec des souches diverses des deux bactéries en cause. Rappelons que notre méthode de culture, décrite en détail autre part (10), implique la désinfection des graines, la vérification de leur aseptie sur un milieu de germination très riche où les infections se décèlent très rapidement et le repiquage des plantules stériles en tubes de verre bouchés au coton sur un milieu minéral gélosé (11). On voit de suite que, par sa nature, le milieu maintient un taux d'humidité élevé dans une atmosphère relativement confinée, encore que les échanges gazeux s'effectuent au travers du coton.

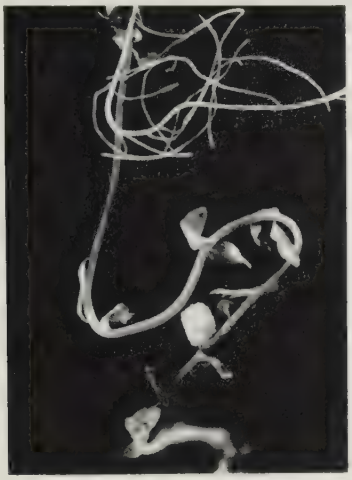


FIG. 1. — Tumeur sur tige de *Linum*, à distance de toute prolifération secondaire perceptible.

FIG. 2. — Tumeur sur *Linum*, à l'aisselle d'un moignon cotylédonaire.

FIG. 3. — Tumeur à l'aisselle d'une racine secondaire de *Linum*.

De nouvelles possibilités nous autorisent actuellement à multiplier très fortement le nombre de répétitions dans ces divers essais. Nous pouvons observer les réactions d'une espèce végétale, inoculée avec une souche déterminée, sur 150 à 200 exemplaires. C'est ainsi que de nombreuses plantules stériles de *Medicago sativa*, de *Vicia villosa*, ont été inoculées au moyen d'une suspension aqueuse de la souche t. 6 d'*Agrobacterium tumefaciens* de notre laboratoire. Des non-Légumineuses ont été utilisées par la suite.

Insistons sur la méthode d'inoculation, identique à celle employée pour l'inoculation de *Rhizobium* : 1 2 cc. de suspension bactérienne était ajouté à chaque tube contenant une plantule, dès l'installation de celle-ci sur le milieu gélosé. Aucune blessure n'était artificiellement provoquée, puisque l'introduction de l'inoculum sur le milieu gélosé s'effectuait au moyen d'une pipette. On peut donc affirmer que seul un contact plante-bactérie était autorisé par cette technique, exactement comme le prévoyait C. Noël (5) dans des essais qu'elle n'a pu réaliser. Une réserve s'impose néanmoins : lorsque la plantule, dans son développement, atteint le sommet du tube de dimensions relativement faibles (200 × 18 mm), des torsions dans les tiges peuvent s'observer, torsions s'effectuant naturellement ; dans ce cas, de légères déchirures peuvent accompagner le phénomène, mais, nous le verrons par la suite, les tumeurs observées ne se forment pas seulement à ces endroits déterminés.

Le but initial de nos essais n'était pas l'obtention éventuelle de « tumeur crown-gall », mais consistait en des observations sur les relations entre *A. tumefaciens* et les nodosités des Légumineuses.

Observations

Contre toute attente, nous avons observé, dans 5 (*Medicago*) à 30 % (*Vicia*) des cas, la formation de tumeurs typiques, à croissance anarchique et illimitée, morphologiquement identiques aux tumeurs obtenues sur blessures préalables. Le phénomène débutait après 30 jours environ sur l'une ou l'autre plantule et s'extériorisait par la suite sur d'autres individus. Après 3 mois, de nouvelles tumeurs apparaissaient encore dans des tubes indemnes jusque là. Soulignons que des plantules témoins non inoculées, cultivées dans les mêmes conditions en aussi grand nombre, n'ont jamais donné la moindre réaction comparable.

Les tumeurs « crown-gall » typiques que nous avons obtenues apparaissent soit sur tiges soit sur racines. Sur tiges, elles se forment souvent, soit au point d'émergence d'une tige secondaire, soit à l'aisselle des cotylédons, mais également sur la tige principale à distance de toute prolifération secondaire normale perceptible. Il faut noter que des tumeurs sur tiges principales ont été observées en véritables chainettes, à des endroits précisément

où des gouttelettes d'eau s'étaient condensées et maintenues. Sur racines, les tumeurs, pouvant atteindre comme sur tiges un diamètre de plus de 10 mm., se formaient généralement à l'aisselle d'une racine secondaire, au point d'émergence de cette dernière.

Si les tumeurs de racines sont de croissance anarchique et illimitée comme les tumeurs de tiges, ces dernières présentent davantage l'aspect mamelonné, « en chou-fleur », caractéristique des tissus du « crown-gall ». L'aspect extérieur des tumeurs de racines, plus lisse, est donc quelque peu différent.

Devant les résultats obtenus par inoculation, sans blessure, de *A. tumefaciens* à des Légumineuses, nous nous sommes demandé si les autres familles végétales réagiraient de la même manière, si des espèces non-Légumineuses étaient également capables de former le « crown-gall », sans blessure préalable. Dans ce but, nous avons cultivé de la même manière, sur le même milieu en tubes de verre et avec un grand nombre de répétitions, des espèces que nous avons choisies en fonction des possibilités de désinfection de leurs semences. L'inoculation s'est effectuée avec la même souche de *A. tumefaciens* et évidemment sans blessure préalable. Nous avons cultivé ainsi des plantules de *Linum usitatissimum*, de *Cannabis sativa*, de *Beta vulgaris*, de *Panicum miliaceum*, de *Sinapis alba*, de *Brassica napus var. oleifera*... Après 1 mois, nous avons obtenu, sur *Linum* et sur *Cannabis*, des tumeurs « crown-gall » typiques. Après 2 mois, une tumeur fut observée sur *Sinapis*. Après 50 jours, 10 % des plantes de *Cannabis* ont réagi et 20 % des plantules de *Linum*. Ces dernières semblent donner les meilleures réactions. Si ces tumeurs sont plus nombreuses sur tiges, il est cependant possible d'en observer sur racines, à l'aisselle de proliférations secondaires. Les trois clichés ci-joints montrent quelques-uns des phénomènes obtenus.

Le phénomène ne paraît donc pas limité aux Légumineuses. Remarquons que les tumeurs, obtenues sur Légumineuses ou sur non-Légumineuses, contiennent bien l'*Agrobacterium tumefaciens* inoculé, puisque des isolements ont été effectués, après désinfection de la surface externe, à partir de portions internes de ces tumeurs.

Discussion et Conclusion

Toutes les tumeurs observées dans les essais décrits ci-dessus ont donc été obtenues sans blessure préalable, par un simple contact de plantules avec la suspension bactérienne.

Insistons tout d'abord sur le fait que toutes nos plantules étaient cultivées en tubes de verre sur milieu gélosé, dans une atmosphère où l'humidité était naturellement maintenue à un degré très élevé. Il est possible qu'aucune tumeur ne soit obtenue par simple contact sur une plante vivant en

atmosphère normale, dans des conditions naturelles. Signalons encore que nous avons obtenu des réactions sur un pourcentage relativement faible des individus testés (30 % maximum, dans le cas des *Vicia*). Trois conditions, à notre sens essentielles, sont donc à respecter pour obtenir ces tumeurs sans blessure :

1. Haut degré d'humidité dans le milieu,
2. Nombre suffisamment grand de répétitions,
3. Durée suffisante de l'expérience.

Les essais, répétés dans le temps sur diverses espèces, (au total, plusieurs milliers de plantules ont été soumises aux tests), montrent donc de façon indiscutable que le contact plante-bactérie peut suffire pour provoquer le « crown-gall ». Est-ce à dire que des substances de blessure, dont la nécessité est unanimement reconnue, n'interviennent en aucune façon dans l'induction des tumeurs que nous avons obtenues? Nous ne pouvons l'affirmer. Rappelons en effet que la majorité des tumeurs se sont formées, soit à l'aisselle d'une racine secondaire, soit au point d'émergence d'une tige secondaire? Normalement, une racine secondaire prend naissance dans le pericycle de la racine et doit traverser l'endoderme et le parenchyme cortical pour parvenir au dehors. Encore que les opinions des anatomistes soient assez divergentes, il semble bien que des cellules traversées puissent être mécaniquement lésées ; de ce fait, la bactérie, dont la pénétration par les stomates peut d'ailleurs s'effectuer en atmosphère humide, vient au contact de substances de blessure, formées en quantités très faibles tout au moins. De la même façon, en ce qui concerne les tumeurs de tiges, si le méristème donnant naissance à une tige latérale est profondément situé dans les tissus de la tige primaire, il peut y avoir des actions mécaniques locales, avec déchirures, provoquées par la tige latérale qui parvient au dehors. Reste le cas des tumeurs formées sur la tige primaire, en l'absence de toute prolifération secondaire perceptible. Si, dans ce cas, la pénétration par les stomates apparaît indispensable, peut-il y avoir contact de la bactérie avec des cellules lésées? La réponse semble ici plus difficile à donner. Des lésions minimes ne peuvent-elles se former dans une tige à la suite des phénomènes normaux de division cellulaire? Notamment en atmosphère très humide? Rappelons par ailleurs que la formation des nodosités radiculaires des Légumineuses, dont la parenté avec le « crown-gall » doit être, à notre avis, soulignée, serait liée, selon les travaux de Wipf et Cooper (12) à la présence de cellules aberrantes, naturellement disomatiques, qui, dans tous les végétaux, se formeraient en pourcentage extrêmement faible. En définitive, il semble bien, pour qui examine en détail la formation des organes secondaires dans une plante, que des cellules naturellement lésées doivent exister dans tout végétal. Au sens où nous l'entendons, il n'exis-

terait aucune plante « intacte ». Nos essais semblent bien démontrer que si la bactérie qui a pénétré naturellement à l'intérieur des tissus peut parvenir au contact d'une ou d'un groupe de ces cellules lésées avant que la cicatrisation ne soit achevée, une tumeur « crown-gall » typique peut se former.

Il est certain en tous cas que, si les substances de blessure interviennent, leur intervention doit être, quantitativement, extrêmement faible ; il s'agirait seulement de la possibilité d'un contact intime entre la bactérie et le cytoplasme. Ce contact suffit puisque les tumeurs obtenues dans ces conditions sont de croissance aussi anarchique et aussi illimitée que celles formées après blessure préalable.

Ces faits posent beaucoup de questions en relation avec les diverses théories émises sur la génèse des tumeurs. D'une certaine manière en tous cas, ils viennent appuyer l'hypothèse que nous avons émise précédemment sur la parenté existant entre ces tumeurs et les nodosités des Légumineuses.

BIBLIOGRAPHIE

1. KLEIN R. M. 1954. *Brookhaven Symposia in Biology*, n° 6, pp. 97-114.
2. MANIL P., DELCAMBE L. et FOURNEAU J. 1955. *Bulletin de la Classe des Sciences de l'Académie Royale de Belgique*, 5e Série, tome XLI, pp. 259-274.
3. BRAUN A. C. 1954. *Brookhaven Symposia in Biology*, n° 6, 115-127.
4. PATTY. 1930. *Abstracts of Phytopathology*, t. XX, p. 896.
5. NOËL C. 1946. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, Série XI, tome 7, pp. 87-145.
6. SMITH E. F. 1922. *Journal of Cancer Research*, t. VII, pp. 1-49.
7. ROBINSON W. et WALKDEN H. 1923. *Annals of Botany*, t. XXXVII, pp. 299-324.
8. MANIL P. 1948-1949. *Bulletin de l'Institut agronomique et des Stations de Recherches de Gembloux*, XVII, pp. 26-42.
9. MAGROU J. 1947. *Les Maladies des Végétaux*, Paris E.S.F.
10. BONNIER Ch., 1957. *Publication de l'Institut National pour l'Étude agronomique du Congo belge*, Série scientifique n° 72, 67 pp.
11. NICOL H. et THORNTON H. G. 1941. *Proceedings of the Royal Society*, Londres, Ser. B, CXXX, 858, pp. 32-59.
12. WIPF L. et COOPER D. C., 1938. *Proceedings of Nat. Acad. of Sciences*, **24**, pp. 87-91.

Recherches effectuées sous les auspices du Centre Interuniversitaire pour l'Étude de la croissance normale et pathologique.

Sur quelques Thécamoebiens du genre *Trinema* Dujardin (*)

par Didier Chardez (**)

Le genre *Trinema* Dujardin est digne d'un intérêt particulier parce que ses représentants sont largement répandus, présentent de grandes facultés d'adaptation et se rencontreront vraisemblablement dans tous les continents. Leidy (1879) n'y comptait qu'une espèce : *Trinema enchelys*, qu'il tenait pour une entité polymorphe.

En 1899, Pénard divisa le genre en trois espèces (*enchelys*, *lineare*, *complanatum*) ; il s'en tient à cette conception dans son travail de 1902. Depuis lors, on a isolé plusieurs formes, variétés et espèces avec assez de raisons pour qu'on puisse les identifier sans trop de difficultés.

Voici la liste des formes actuellement admises : *Trinema caudatum* Playfair, *complanatum* Pénard, *complanatum* var. *globulosa* Chardez, *enchelys* (Ehrbg.) Leidy, *enchelys* fa. *biconvexa* Awerintzew, *enchelys* var. *aerophila* Decloitre, *enchelys* var. *plenum* Kufferath, *enchelys* var. *grandis* var. nov., *galeata* Pénard, *lineare* Pénard, *penardi* Thomas et Chardez, *verrucosum* France.

On trouvera ici quelques précisions au sujet des *Trinema complanatum*, *enchelys*, *lineare*, et *penardi*.

Diagnose sommaire du genre

Thèque ovoïde allongée, ouverte à l'extrémité par un pseudostome placé obliquement par rapport au grand axe de la coque, ce pseudostome est circulaire ou ovale à bords plus ou moins invaginés.

Sauf aux environs du pseudostome, le revêtement est entièrement constitué d'écailles circulaires hyalines d'origine endogène.

Les différents types de revêtement des *Trinema* ont été particulièrement bien étudiés par R. Thomas (1958).

(*) Déposé à la rédaction le 15 septembre 1960.

(**) Contribution du Laboratoire de Zoologie générale, Institut agronomique de Gembloux.

Morphologie

Le cytoplasme s'observe facilement « in vivo » en raison de la grande transparence de la coque ; il est clair, empli de très petites inclusions brillantes, plus dense vers le fond où il apparaît souvent bleu cendré et l'on distingue généralement deux vacuoles pulsatiles et des inclusions foncées.

Le noyau unique est sphérique, clair, et a généralement un seul caryosome central assez gros, ou comme l'a remarqué PÉNARD divisé en quelques fragments arrondis. Cette fragmentation caryosomique correspond certainement à un stade du phénomène mitotique (Fig. 4 et 4a).

Nous n'avons jamais eu l'occasion d'observer la présence d'épipodes vrais, le cytoplasme adhère largement au fond de la thèque (*T. complanatum*), ou, le plus souvent, n'est en contact avec la coque qu'au niveau du pseudostome qu'il entoure quelquefois d'un collier, laissant un large vide entre les parois internes de la thèque et lui-même.

Les pseudopodes sont du type « filosa » le plus classique : ils sont très fins et souvent fort longs, ordinairement au nombre de deux ou trois, nous en avons compté jusque onze mais rarement.

L'examen attentif de ces pseudopodes longs et extrêmement fins révèle que l'extrémité est soumise à une vibration très perceptible à fort grossissement, rappelant un peu la façon de certains flagellum. Dans d'autres circonstances, les pseudopodes peuvent avoir une allure brisée (Fig. 2 et 3).

Nutrition

Nous n'avons trouvé nulle part de renseignements précis sur la nutrition des *Trinema*. L'examen du contenu de nombreux cytoplasmes nous a montré des fragments de petites algues en voie de digestion, quelquefois elles sont encore vertes et ont la forme de petites particules rassemblées ou disséminées dans la masse cytoplasmique.

Conjugaison

La conjugaison de *T. lineare* a été bien étudiée par PÉNARD. Ce qui suit a été noté pour *T. enchelys*.

Les deux coquilles sont unies par le pseudostome et forment un angle variant d'après le plan buccal (Fig. 8).

Dans chaque individu un noyau est visible, mais il n'y a pas trace de pulsole. Un courant agite toute la masse cytoplasmique passant d'une thèque à l'autre.

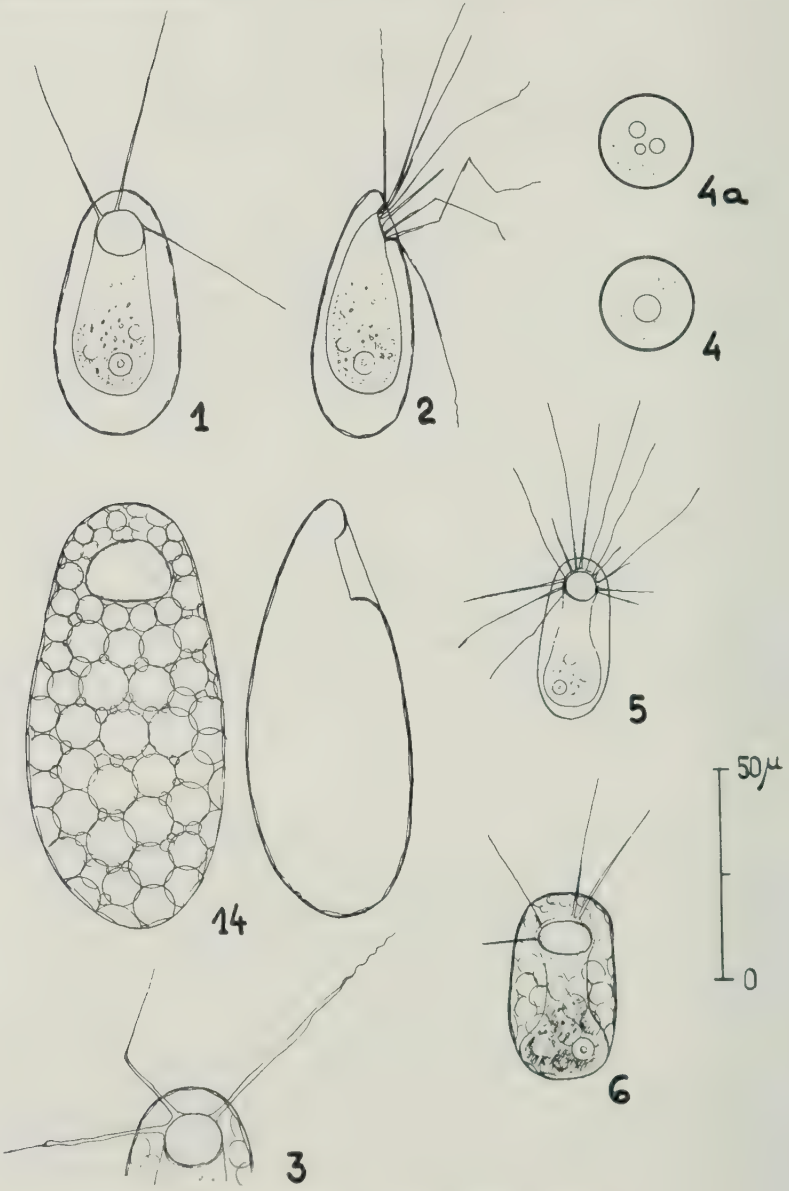


FIG. 1-2-3. — *Trinema enchelys* (EHRBG) LEIDY.
FIG. 4. — Noyau à caryosome unique (*T. enchelys*).
FIG. 4a. — Noyau à caryosome fragmenté (*T. enchelys*).
FIG. 5. — *T. lineare* PÉNARD.
FIG. 6. — *T. complanatum* PÉNARD.
FIG. 14. — *T. enchelys* var. *grandis* var. nov.

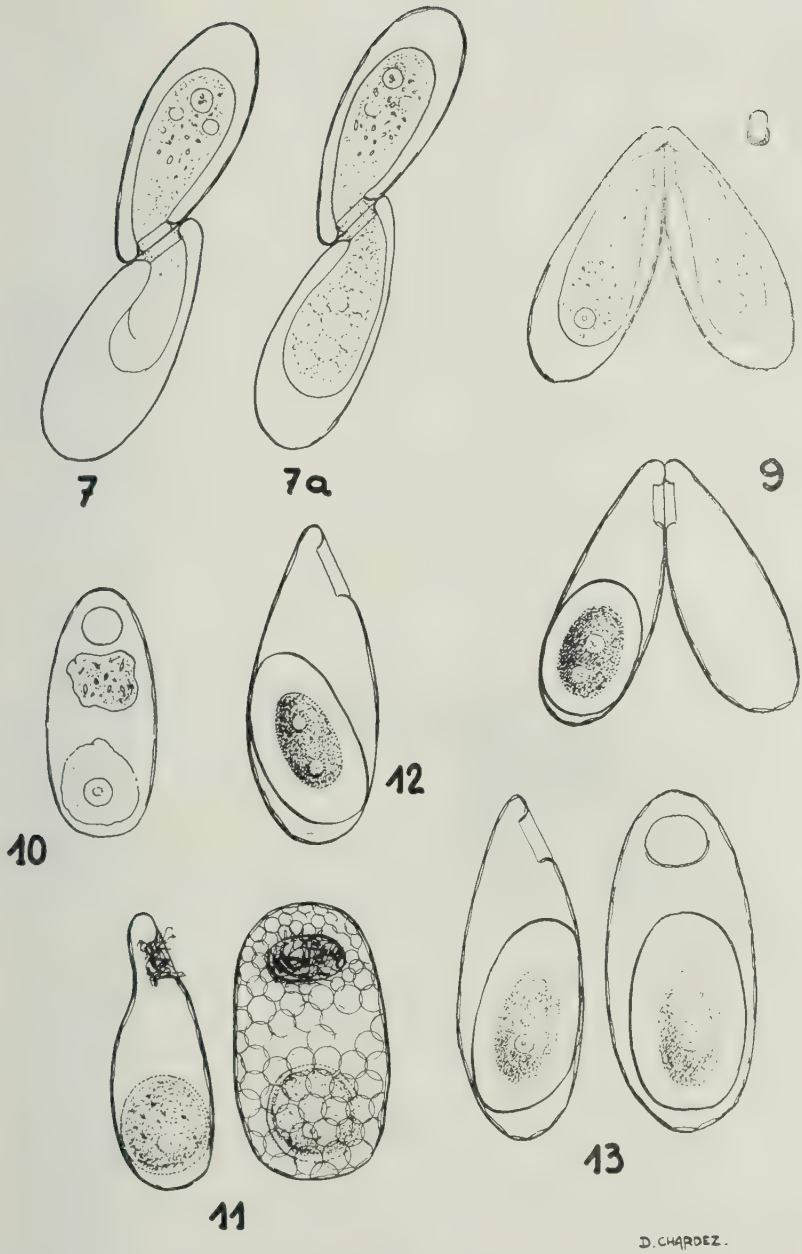


Fig. 7-7a : *T. enchelys* en reproduction.

Fig. 8. — *T. enchelys* en conjugaison.

Fig. 9. — *T. enchelys*, kyste a deux noyaux formés après conjugaison et exuviation d'un des conjoints.

Fig. 10. — *T. lineare* en état de repos avec cytoplasme divisé en deux.

Fig. 11. — Petit kyste sphérique chez *T. complanatum* ayant obturé le pseudostome par un bouchon de matières organiques.

Fig. 12. — Kyste ovale à deux noyaux (*T. enchelys*).

Fig. 13. — Kyste ovale à noyau unique (*T. enchelys*).

Enkystement

PÉNARD a décrit un état de repos assez particulier que nous avons observé également sans savoir s'il s'agit d'une phase d'enkystement, car comme PÉNARD nous l'avons observé avec du matériel franchement sec (trouvé dans des mousses aériennes). Il pourrait s'agir d'une mise en état de repos précipitée par un manque d'humidité assez brusque. Le cytoplasme est divisé en deux portions, l'une en avant est bourrée d'éléments inertes souvent verts (produits alimentaires) tandis que dans le fond de la thèque se trouve un cytoplasme très pur, en petites masses entourant le noyau très transparent, à caryosome central unique (Fig. 10).

Une forme d'enkystement toute différente a été observée chez *T. complanatum* et chez *T. penardi*. Le kyste était petit, très foncé, globuleux (Fig. 11), coïncé entre la face dorsale et la face ventrale de la thèque, un bouchon de matière organique fermait le pseudostome. Le noyau a pu être étudié après écrasement de la coquille et du kyste et coloré par la fuchisne basique à 5 % ; il montrait un seul caryosome central.

Enfin une forme d'enkystement beaucoup plus fréquente a été observée chez *T. enchelys*. Ici le kyste est plus volumineux et occupe la moitié de la thèque. Il a l'aspect d'un corps ovoïde, délimité par une membrane assez épaisse contenant un produit très hyalin, au milieu duquel se trouve une masse également ovoïde, assez foncée où on distingue nettement un et souvent deux noyaux sphériques (Fig, 12 et 13).

Ces kystes à deux noyaux sont le résultat inattendu d'un phénomène de conjugaison. En effet, nous avons eu la chance de repérer deux *T. enchelys* conjugés et de suivre le phénomène pendant 75 minutes. Un des conjoints pratiqua l'exuviation et passa entièrement dans l'autre thèque. Les deux individus ont complètement fusionné au prix d'un mouvement lent et continu du cytoplasme. Il en est résulté un gros kyste ovale contenant deux noyaux, la thèque vide restant provisoirement soudée (Fig. 9).

Reproduction

PÉNARD a décrit la reproduction de *T. lineare* ; nous l'avons observée chez *T. enchelys :* les thèques sont unies par le pseudostome ne formant qu'un axe commun. L'une des coquilles renferme un noyau, deux vacuoles pulsatiles et des granulations assez nombreuses, l'autre une faible partie du cytoplasme très claire (Fig. 7), qui grossit sensiblement pour atteindre sa taille après 20 minutes. A ce moment, ce cytoplasme jeune est bourré de vacuoles agitées d'un large mouvement de brassage mais non pulsatiles (Fig. 7a).

Ici s'arrête notre observation, mais il convient de remarquer que jusqu'à cette phase il n'y a encore qu'une seul noyau présent, mais à caryosome fragmenté.

Trinema enchelys var. **grandis var. nov** (Fig. 14).

Nous englobons dans cette nouvelle variété les *Trinema enchelys* de 100 μ et plus. Ces formes géantes ne forment jamais de grandes populations, mais ont été citées depuis longtemps.

PÉNARD a vu des individus de 100 μ, WAILE cite L = 103 μ, l = 60 μ ; HOOGENRAAT et DE GROOT : L = 107 μ, l = 57 μ, diamètre du pseudostome = 21 μ ; GROSPIETCH : L = 125 μ, l = 29 μ et nous avons noté : L = 110-115 μ, l = 45-55 μ, diamètre du pseudostome = 12-25 μ.

Dans ces grandes formes, le pseudostome est très souvent légèrement ovalisé et prend quelquefois un aspect semi-circulaire (Fig. 14).

BIBLIOGRAPHIE

CHARDEZ, D., 1956. Variations morphologiques et tératologie chez quelques Rhizopodes testacés. *Biol. Jaarb.* pp. 265-276.

LEIDY, J., 1879. Freshwater Rhizopods of North America. *Report of the United States geological survey of the territories, Washington.* 12, 324 pp.

PÉNARD, E., 1902. Faune Rhizopodique du bassin du Léman. *Kündig édit.* pp. 1-714.

THOMAS. R., 1958. Observations sur le revêtement des Trinema. *Bull. Microsc. Appl.* 8, pp. 105-108.

THOMAS, R. et CHARDEZ, D., 1958. Étude critique de *Trinema penardi* nom. nov. *Cahier des Natur[illegible]sles Parisiens* 14, pp. 101-104.

SUMMARY

Notes on the structure and behaviour of *Trinema complanatum, enchelys, lineare* and *penardi*, with special reference to nutrition, conjugation and cysts formation. Several kinds of cysts may be observed. In *Trinema enchelys* the cyst often contains two nuclei. This is an unexpected outcome of a conjugation act in which one partner leaves its own tests to form only one cyst with the other.

CHAIRE DE MICROBIOLOGIE ET DE BIOCHIMIE

Essais de "transformation" d'une souche de *Rhizobium* par l'ADN extrait de *Agrobacterium tumefaciens* (*) (**)

par Paul Manil

La littérature mentionne des résultats positifs obtenus dans ce domaine : D. T. Klein et R. M. Klein (1) (1953) rapportent, entre autres, la transformation d'une souche de *Rhizobium leguminosarum* par l'ADN extrait d'une souche virulente de *Agrobacterium tumefaciens*. Voici, ce qu'écrivent, en conclusion de leurs travaux, Klein et Klein :

« Extracts of bacteria-containing crown-gall tumor tissue, a bactrin of « virulent crown-gall bacteria, nucleic acid produced by crown-gall bacteria, « and desoxyribonucleic acid isolated from crown-gall bacteria are each ca- « pable of transmitting the property of specific host virulence to avirulent « strains of *Agrobacterium tumefaciens*, and to *A. rubi*, *A. radiobacter*, and *Rhizobium leguminosarum*. The property of virulence, once acquired, ap- « pears to be genetically fixed ».

Les auteurs signalent cependant que les résultats furent moins nets en ce qui concerne *Rhizobium leguminosarum* qu'en ce qui concerne des souches avirulentes de *A. tumefaciens*.

De son côté, R. Balassa (1954, 1955, 1956 et 1957) a publié plusieurs travaux décrivant les résultats qu'il a obtenus, au cours d'essais de transformation de souches diverses de *Rhizobium*. Cet auteur est parvenu à transmettre des modifications de spécificité ainsi que le caractère « resistance à la Streptomycine » (2).

(*) Déposé à la rédaction le 11 octobre 1960.

(**) Travail exécuté sous les auspices du Centre Interuniversitaire de Recherches sur la Croissance normale et pathologique.

(1) Klein, D. T. and Klein, R. M. 1953. *Journ. Bact.* Vol. 66, n° 2, pp. 220-228.

(2) Balassa, R. 1957. *Acta Microbiologica Acad. Sci. Hungaricae*, Tome IV, Fasc 1, pp. 77-84.

Les recherches de Balassa ne concernent pas *A. tumefaciens*, mais nous les avons citées parce qu'elles font état de « transformations » obtenues sur *Rhizobium* (par exemple, une souche de *Rh. lupini* fut « transformée » par l'ADN extrait d'une souche de *Rh. meliloti*), et parce que, d'autre part, il semble bien qu'il y ait certaines affinités entre *A. tumefaciens* et le genre *Rhizobium*.

En fait, notre but était double : d'une part, nous avons voulu essayer de transmettre à *A. tumefaciens* la faculté de former des nodules sur des Légumineuses, et réciproquement, de transmettre à une souche donnée de *Rhizobium*, en l'occurence *Rh. meliloti*, la faculté de produire des tumeurs sur une plante hôte déterminée, par exemple *Helianthus annuus*. On connaît, par ailleurs, la polyphagie extrême de *A. tumefaciens*. Malheureusement, la technique suivie n'a pas permis d'extraire une quantité notable d'ADN de *Rh. meliloti*, dont les suspensions sont particulièrement résistantes à la lyse par le désoxycholate. Aussi, n'avons-nous essayé que la transformation « *Rhizobium* → *A. tumefaciens* » au moyen d'ADN extrait de ce dernier organisme.

Matériel utilisé.

Une souche de *Rhizobium meliloti* (souche S 22 de notre laboratoire, isolée de Luzerne) ;

Une souche de *A. tumefaciens*, très virulente, et donnant régulièrement des tumeurs sur *Helianthus annuus*, *Nicotiana tabacum*, *Lycopersicum esculentum*, *Datura stramonium* et sur diverses Légumineuses. Rappelons que *A. tumefaciens* ne donne régulièrement des tumeurs qu'après inoculation expérimentale, par aiguille, par exemple. Rappelons également que les ARN et ADN extraits de *A. tumefaciens* ne donnent pas de tumeurs typiques, assimilables au crown-gall, bien que provoquant une réaction cicatricielle intense (3).

Extraction de l'ADN.

Préparation des suspensions bactériennes : des cultures de 24 heures sur bouillon de viande gélosé, en flacons de Kolle, furent mises en suspension dans NaCl à 1 % (La culture sur bouillon de viande gélosé restreint la production de polyglucosides et de polyuronides, abondante sur milieux sucrés).

Une technique identique fut utilisée, d'une part, pour *A. tumefaciens*, d'autre part, pour *Rh. meliloti*.

(3) Manil, P., Delcambe L. et Fourneau J. 1955. *Bull. Acad. Roy. de Belgique*, Classe des Sciences, 5e Série, Tome XLI, pp. 250-275.

Ces émulsions bactériennes furent centrifugées (6.000 t m), et les culots bactériens remis en suspension dans NaCl à 3 %. Volume total pour chaque bactérie : 60 ml. Addition de 200 mg de versénate de Na, afin d'inhiber une DNAse éventuelle.

Après 10', à 65° C, addition de 300 mg de désoxycholate de Na. Agitation magnétique, pendant 10', puis repos 10', toujours à 45° C.

Après ce temps, on observe une augmentation considérable de la viscosité, pour les deux bactéries, mais peu ou pas de diminution de turbidité.

pH des suspensions bactériennes : 7.

Addition de deux volumes d'alcool pur, à 97°.

Mise en glacière, à 6° C., du jour au lendemain. Le précipité obtenu est remis en suspension en eau distillée. Agitation magnétique, 20'.

Centrifugation, à 9.000 t/m, 20 minutes.

Les surnageants clairs (légèrement opalescents pour *A. tumefaciens*) sont additionnés à nouveau de 2 volumes d'alcool concentré et laissés en repos 18 h. à 4° C.

Après ce temps, on n'observe pratiquement pas de précipité pour *Rh. meliloti*, mais par contre un précipité fibrillaire adhérant fortement à un agitateur, pour *A. tumefaciens*.

A partir de ce moment, seul fut conservé l'extrait de *A. tumefaciens*.

Le précipité obtenu fut, à deux reprises, redissout en eau physiologique et reprécipité par l'alcool.

La dernière solution en eau physiologique, maintenue en conditions aseptiques, fut conservée en glacière, à 1° C. Elle était légèrement visqueuse et opalescente. Six ensemencements en milieu de Wright montrèrent la stérilité parfaite de la préparation.

C'est cette solution qui servira aux essais de transformation.

Essais de transformation.

2 gouttes d'une culture de 26 heures de *R. meliloti*, contenant environ 10^4 cellules bactériennes, furent introduites dans des tubes stériles contenant 30 cc de milieu de Wright. Furent introduits en même temps 2 ml de préparation d'ADN de *A. tumefaciens*. Deux nouvelles additions d'ADN (1 ml chaque fois) furent effectuées après 8 et 20 heures. Maintien de la culture, pendant ce temps, à 28° C. Après 24 heures, la culture s'était parfaitement développée.

Inoculation à *Helianthus annuus*.

La culture obtenue ainsi fut inoculée en serre à 12 plantes de Tournesol, de 35 cm de hauteur environ. Chaque plante reçut 6 inoculations dans la tige, à 5 cm de distance l'une de l'autre. Soit au total, 72 inoculations.

4 tournesols furent inoculés, dans les mêmes conditions, au moyen de *A. tumefaciens*. 4 furent inoculés au moyen de la préparation stérile de ADN et 4 autres enfin, au moyen d'une culture de 24 heures de *Rh. meliloti*.

24 heures après, 4 nouveaux tournesols furent inoculés au moyen de la culture éventuellement « transformée » de *Rh. meliloti*. Ce qui porte donc à 96 le nombre d'inoculations par la culture de *Rhizobium* poussée en présence de ADN de *A. tumefaciens*.

Les plantes inoculées furent observées tous les huit jours, pendant 5 semaines.

Au bout de ce temps, seules les plantes traitées par *A. tumefaciens* avaient montré les tumeurs typiques du crown-gall (24 tumeurs pour 24 inoculations, soit 100 %). Dix jours après l'inoculation, des tumeurs étaient déjà décelables nettement.

En conclusion, disons donc qu'aucune « transformation » *Rhizobium* → *A. tumefaciens*, ne fut observée dans les conditions de nos essais, tout au moins en ce qui concerne le pouvoir tumorigène.

On nous objectera peut-être que la transformation peut n'avoir intéressé qu'une fraction minime des *Rhizobium* en culture, fraction trop faible que pour s'extérioriser par la production de tumeurs.

Cette objection est évidemment valable. Remarquons cependant que notre longue expérience en ce qui concerne le crown-gall nous force à admettre qu'il faut très peu de bactéries virulentes pour obtenir des tumeurs sur Tournesol, dans les conditions du présent essai.

Des observations analogues furent notées, sur Tomate, entre autres (4).

Quoi qu'il en soit, nous considérons nos résultats comme négatifs.

Il eût été intéressant de voir si la transformation inverse, c.-à.d., *A. tumefaciens* → *Rhizobium* ne pouvait se produire, en ce qui concerne la formation de nodules sur Légumineuses. Comme il est dit plus haut, les difficultés rencontrées dans l'extraction de l'ADN de *Rhizobium meliloti* ne nous ont pas permis, présentement, d'effectuer cette partie du travail.

(4) HILDEBRAND, E.M., 1942. *Journ. Agr. Res.*, 65-45.

LA POLAROGRAPHIE APPLIQUÉE AU DOSAGE DE PETITES QUANTITÉS DE FONGICIDES OU D'INSECTICIDES EN DÉPÔTS OU EN RÉSIDUS SUR PLANTES CULTIVÉES (*)

I. Le dosage polarographique du soufre élémentaire résiduaire

par Paul NANGNIOT

Introduction

La découverte d'une vague de réduction due au soufre revient à PROSKE [5] qui cherchait une méthode de détermination de cet élément dans les caoutchoucs.

Un peu plus tard, HALL [1] fonde une méthode de dosage du soufre dans les fractions provenant de la distillation des pétroles sur l'apparition d'une vague cathodique dans un milieu de pH 6, constitué par un mélange méthanol-pyridine-HCl concentré. Dans un article ultérieur [2], le même auteur, étudiant l'influence du pH sur la morphologie de l'onde de dépolarisation signale l'inopportunité d'emploi des tampons alcalins et recommande de ne pas dépasser pH 6.

OTAKA, TAKEMOTO et KOHZUMA [4] déterminent le soufre présent dans les hydrocarbures.

Les autres publications recensées dans la littérature polarographique relatent exclusivement des méthodes de dosage du soufre dans les produits pétrolifères et leurs fractions, les gaz de pétrole liquéfiés et les caoutchoucs.

Aucune ne se préoccupe de la détermination du soufre à l'état de résidu sur les végétaux. Nous avons tenté de combler cette lacune.

(*) Extrait d'une dissertation originale présentée à l'Institut agronomique de l'État à Gembloux, le 23 mai 1960.

L'auteur remercie cordialement le Professeur Martens pour l'intérêt qu'il n'a cessé de manifester à ses travaux ainsi que pour l'aide et les conseils qu'il lui a prodigués.

I. Étude théorique et mise au point d'une méthode de dosage

1. Conditions opératoires.

Les polarogrammes sont enregistrés au moyen d'un polarographe Polarecord type E 261 de Metrohm. La température est maintenue à 25°C dans tous les essais ; la caractéristique du capillaire vaut 1,62 $mg^{2/3} sec^{-1/2}$. Les solutions sont désoxygénées par barbotage d'un courant d'azote pur et contiennent de la gélatine à la concentration de 0,005 %.

Une solution-stock de soufre $0{,}5.10^{-2}$ M est préparée par dissolution dans l'acétone chaude de 0,1604 g de soufre en canon, de pureté garantie, provenant des raffineries Koch & Reis à Anvers. Après refroidissement, on porte au volume de 1 litre avec de l'acétone.

2. Variations de i_d, de $E_{1/2}$ et de la morphologie de la vague du soufre en fonction du pH et de la nature du milieu.

On sait que le soufre se combine facilement avec le mercure pour former du sulfure mercurique. Il est par conséquent essentiel, si l'on veut obtenir des mesures reproductibles, de n'introduire le capillaire dans la solution que lorsque la désoxygénation est terminée et de ne point tarder à enregistrer les polarogrammes.

Il convient de signaler également que le palier de diffusion de la vague du soufre présente un léger maximum. La mesure de la hauteur des sauts peut s'effectuer de deux façons différentes, signalées sur la figure 1 par les signes (a) et (b). Nous avons adopté la façon (b) qui doit, à notre avis, fournir une valeur de i_d plus correcte que la façon (a). Ce maximum n'est supprimé, ni par la gélatine utilisée à la concentration de 0,01 %, ni par le Triton X-100. En l'absence de gélatine, le maximum est un peu plus prononcé et les vagues plus élevées de 16 % environ.

Le *tableau* 1 (p. 279) rassemble les observations relatives aux différents milieux utilisés. Les valeurs des courants de diffusion concernent des solutions de soufre $0{,}5.10^{-3}$ M contenant 50 % d'acétone.

On peut tirer les conclusions suivantes du comportement du soufre dans ces différents milieux.

a) en milieu hydro-acétonique 50 : 50, le soufre fournit une vague de réduction excellente, depuis les milieux les plus acides jusqu'aux environs de pH 8. Lorsque le pH des solutions est supérieur à 8, la morphologie des vagues devient défectueuse et ce, d'autant plus, que le pH est plus élevé

b) $E_{1/2}$ se déplace vers les valeurs négatives au fur et à mesure de l'élévation du pH.

c) Le milieu HAc-AmAc est le meilleur parmi ceux que nous avons étudiés. Nous l'avons choisi par conséquent dans le dosage des résidus de soufre sur les végétaux.

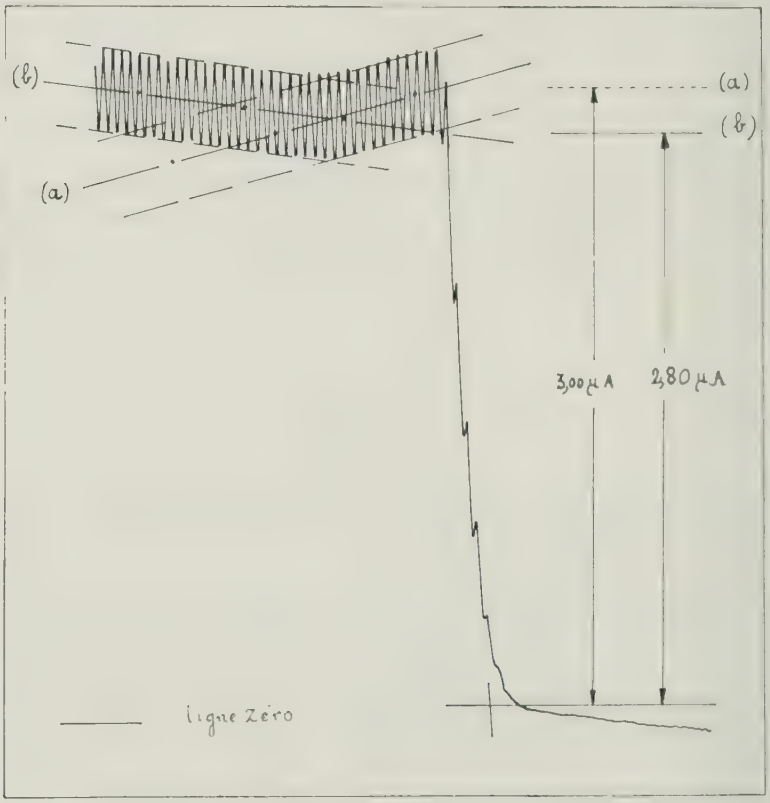


FIG. 1.

3. ÉTABLISSEMENT DE LA COURBE ANALYTIQUE

Dans une série de ballons de 50 cc., on introduit successivement :

(25-x) cc d'acétone.
x cc d'une solution acétonique de soufre $0{,}5.10^{-2}$ M
10 cc de tampon HAc glacial-AmAc 0,2 M
1 cc de gélatine à 0,25 %

on porte à 50 cc avec de l'eau et on agite.

Une partie de cette solution est versée dans la cellule, désoxygénée pendant 5 minutes, puis soumise à la polarographie. Les résultats des me-

TABLEAU 1

Caractéristiques de la vague du soufre dans différents milieux

Nature du milieu (50 % acétone)	E ½ S.Ag.E.	i_d (μA)	$\frac{I_d}{Cm^{2/3} t^{1/6}}$	Remarques
HAc glac. 1 :5 AmAc 0,04 M	—0,38	2,90	3,58	Vague bien définie
HCl 0,4 N	—0,20	2,60	3,21	idem
HNO_3 N	—0,18	2,09	2,48	idem
H_2SO_4 N	—0,20	2,13	2,63	Palier supérieur mal défini
Tampon de Britton-Robinson				
pH 3,30	—0,41	2,15	2,65	Vague bien définie
pH 4,00	—0,47	2,24	2,77	idem
pH 4,95	—0,49	1,90	2,35	idem
pH 5,60	—0,52	1,89	2,33	idem
pH 6,75	—0,59	2,27	2,80	idem
pH 7,75	—0,60	2,16	2,80	idem
pH 8,60	—0,67	1,70	2,10	Vagues de plus en plus mauvaises au fur
pH 9,60	—0,66	1,18	1,83	et à mesure que le pH augmente
pH 11,2	—0,70			
NaOH 0,02 M	—			Polarogramme complexe comprenant une vague d'oxydation vers —0,45 volt et 3 vagues de réduction vers —0,8, —1,0 et —1,7 volt
NaOH 0,8M	—	—	—	Formation de deux couches non miscibles.

sures obtenues à partir des solution de concentrations décroissantes sont rassemblées dans le tableau 2.

TABLEAU 2

Variation du courant de diffusion en fonction de la concentration

Concentration	$E_{1/2}$	i_d(μA)	i_d/C
$1.0.10^{-3}$ M	—0,39	5,60	5,60
0,5 »	—0,38	2,82	5,63
0,4 »	—0,37	2,26	5,66
0,3 »	—0,37	1,72	5,73
0,2 »	—0,37	1,15	5,73
0,1 »	—0,36	0,57	5,70
0,04 »	—0,34	0,23	5,74
0,02 »	—0,34	0,112	5,61
0,012 »	—0,34	0,066	5,70
0,008 »	—0,34	0,046	5,74
0,004 »	—0,34	0,027	6,75

Entre les limites étudiées, la courbe analytique est une droite passant par l'origine.

La limite de sensibilité se situe à $0{,}8.10^{-5}$M, soit 0,256 mg de soufre par litre ; la cellule utilisée ayant une capacité utile de 20 cc. la limite de sensibilité, dans ce cas particulier, est de 5 μg.

4. Application de la polarographie oscillographique en courant alternatif au dosage du soufre.

L'étude de la fonction $\frac{dE}{dt} = f(E)$ appliquée au soufre a été effectuée par Kalvoda (3). La forme des oscillogrammes enregistrés au moyen d'un polaroscope P 576 Křižik (Tchécoslovaquie) varie considérablement suivant la nature du milieu de base utilisé :

a) dans l'acide acétique glacial saturé en acétate de soude, le soufre présente une inflexion cathodique à —0,45 volt S.C.E. et une inflexion anodique à —0,35 volt S.C.E.
L'inflexion anodique ne se révèle qu'à partir de 1.10^{-4} M. Le léger décalage de potentiel entre les inflexions cathodique et anodique indique un certain manque de réversibilité de la réaction du soufre à l'électrode.

b) dans un mélange à volumes égaux de méthanol et de chloroforme, contenant 15 % de LiCl, le soufre présente deux inflexions cathodiques et deux inflexions anodiques. La première inflexion cathodique située à —0,66 volt S.C.E. apparaît à partir de 2.10^{-5} M ; la seconde inflexion cathodique située à -0,81 volt S.C.E. permet d'abaisser la limite de sensibilité à 5.10^{-6} M ; c'est-à-dire un peu mieux que la concentration de 8.10^{-6} M atteinte par la polarographie classique. Les deux inflexions anodiques situées respectivement à —0,55 voltS.C.E. et 0,65 volt S.C.E. n'apparaissent qu'aux environs de 1.10^{-4} M.

5. Application de la polarographie oscillographique à variation linéaire de tension au dosage du soufre.

Les oscillogrammes i f (E) sont examinés aumoyen d'un polarographe oscillographique AMEL mod. 448 (Milan).

Le soufre examiné dans le tampon de Britton-Robinson à pH 5 contenant 50 % d'acétone, se révèle par un pic de réduction très accentué et fort semblable à un pic d'adsorption.

Toutefois, l'examen de la variation de la hauteur du pic en fonction de la vitesse du balayage de potentiel, fournit un coefficient de vitesse x — 0,68, d'où l'on peut déduire que le pic du soufre est contrôlé par la diffusion (figure 2).

La courbe analytique obtenue à partir des mesures réalisées au moyen de l'appareil AMEL est une droite passant par l'origine.

La limite de sensibilité se situe à 0,6 μg de S dans 20 cc de solution.

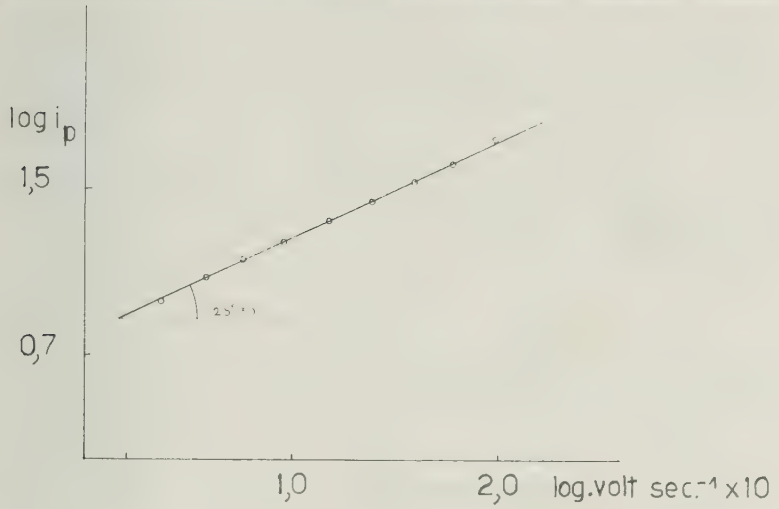


Fig. 2

6. Étude polarographique du soufre au moyen de l'électrode à goutte de mercure stationnaire.

Les essais ont été réalisés au moyen de l'appareil producteur de gouttes de mercure pendantes dû à Vogel (6).

Le soufre dissous dans l'acétone est examiné dans le milieu HAc glacial 1 : 5-AmAc 0,04 M. Les polarogrammes se présentent sous la forme de pics de réduction extrêmement aigus, situés à 0,53 volt S.Ag.E. et morphologiquement semblables aux pics obtenus sur l'écran d'un oscillographe à variation linéaire de tension.

La hauteur de ces pics, beaucoup plus faible dans le cas de réductions simples, trouve vraisemblablement son explication dans la réaction rapide du soufre avec le mercure de la goutte pendante. Cette réaction se traduit par la formation de HgS à la surface de la goutte et provoque, de ce fait, l'enrichissement de la dite surface en matériel électroréductible. Cette opinion est confirmée par le fait expérimental suivant : la hauteur des pics augmente en fonction du temps écoulé entre la formation de la goutte à l'orifice du capillaire et le début de l'enregistrement du polarogramme (temps de préenregistrement). En effet, la quantité de HgS formé, et partant la hauteur des pics, sont d'autant plus importantes qu'il a été loisible au soufre de réagir avec le mercure.

Ce phénomène d'enrichissement peut être mis à profit pour réaliser le dosage de très faibles quantités de soufre.

Les chiffres du tableau 3, correspondent à un temps de préenregistrement de 1 minute ; la limite de sensibilité correspond à une concentration en

soufre de $1{,}25.10^{-6}$ M, soit 0,8 μg de soufre dans 20 cc de solution. Le manque de reproductibilité des mesures au delà de 1.10^{-5} M, se déduit de la comparaison des chiffres du tableau 3 relatifs aux essais 1 et 2.

TABLEAU 3

Valeurs du courant de pic i_p en fonction de la concentration

Concentration	ip (μA)	
	Essai 1	Essai 2
$1.24.10^{-6}$ M	0,024	0,020
2,48	0,044	0,042
3,70	0,062	0,060
6,10	0,092	0,090
9,64	0,138	0,128
14,20	0,268	0,268
19,60	0,376	0,432
25,90	0,497	
29,80	0,630	—
34,60	0,716	—

II. — Application au dosage de résidus de soufre sur les végétaux.

1. Extraction du soufre déposé sur un support inerte.

1 cc d'une solution acétonique de soufre $0{,}5.10^{-2}$ M (0,36 mg de soufre) est déposé sur un verre de montre de 5 cm de diamètre. Après évaporation de l'acétone à la température du laboratoire, le verre de montre est introduit dans un vase de Berlin de 250 cc et immergé sous 20 cc d'acétone, que l'on porte à douce ébullition pendant 5 minutes.

On introduit alors successivement dans un ballon de 50 cc : l'acétone ayant servi à l'extraction, 5 cc d'acétone de rinçage, 10 cc du mélange HAc glacial-AmAc 0,2 N et 1 cc de gélatine à 0,25 %. On porte au volume avec de l'eau.

On transvase ensuite environ 20 cc de solution dans la cellule d'électrolyse, on désoxygénise pendant 5 à 6 minutes, puis on enregistre le polarogramme entre -0,1 et - 0,7 volt S.Ag.E. Le pourcentage de récupération du soufre, calculé par rapport à la hauteur d'un polarogramme obtenu à partir d'un essai témoin, oscille entre 92 et 96 %.

2. Extraction du soufre déposé sur matériel végétal

a) *Extrait végétal seul.*

Des feuilles d'hortensia, de haricot ou de poirier n'ayant subi aucun traitement sont soumises à extraction à reflux pendant 5 minutes par l'acétone bouillante.

L'extrait, examiné au polarographe dans le milieu HAc-AmAc, ne manifeste aucune vague perturbatrice entre les limites d'enregistrement de la vague du soufre.

L'absence de substances oxydables ou réductibles dans les extraits végétaux ne peut évidemment être généralisée.

Avant tout dosage de résidus par la voie polarographique, il faut s'assurer de «l'indifférence» des composés extraits par le solvant utilisé. L'ignorance de cette règle fondamentale peut conduire à de graves mécomptes.

b) *Dépôt sur feuilles de suspensions aqueuses de soufre.*

Nous avons choisi un produit commercial, le COSAN (Riedel-de Haen) contenant 75 % de soufre. Cette teneur a été vérifiée par polarographie et reconnue exacte.

Les essais ont été réalisés de la manière suivante :

1° Extraction à chaud.

100 mg de Cosan sont dispersés dans 250 cc d'eau par une vigoureuse agitation. Dès qu'on a cessé d'agiter, on pipette 1 cc de la suspension et on la dépose sur une feuille.

Après évaporation de l'eau, la feuille est découpée en petits fragments (1 cm^2 environ) qu'on introduit dans un ballon de 200 cc surmonté d'un réfrigérant à reflux. On ajoute 30 cc d'acétone et on porte à l'ébullition pendant 10 minutes. On pipette 25 cc de l'extrait que l'on introduit dans un ballon jaugé de 50 cc., on ajoute 10 cc de la solution HAc glacial-AmAc 0,2 N, 1 cc de gélatine à 0,25 % puis on porte au volume avec de l'eau.

Il n'est pas nécessaire de filtrer les extraits, les particules diverses qu'ils peuvent tenir en suspension ne troublent pas les mesures. Les % de récupération, rassemblés dans le tableau 4, sont très satisfaisants.

TABLEAU 4

Essai à 0.3 mg de S par feuille

N° de l'essai	% récupération	
1	92	
2	91	coefficient de variation :
3	93	2,14. %
4	92	limite de confiance :
5	94	93,2 ± 5,13
6	96,5	

2° Extraction à froid.

L'extraction du soufre à froid, par simple agitation dans l'acétone, pendant 5 minutes, des feuilles débitées en morceaux, fournit des résultats supérieurs à l'extraction à chaud (voir tableaux 5, 6 et 7).

TABLEAU 5

Essai à 0.3 mg de S par feuille

N° de l'essai	% récupération
1	95,5
2	95.5
3	92
4	98.5
5	94
6	96,5

coefficient de variation : 2,31 %
limite de confiance : 95,3 ± 5,70

TABLEAU 6

Essai à 0,075 mg de S par feuille

N° de l'essai	% récupération
1	100
2	100
3	92
4	99
5	100
6	94,5
7	100
8	98

coefficient de variation : 3,12 %
limite de confiance 97,9 ± 6,20

TABLEAU 7

Essai à 0.03 mg de S par feuille

N° de l'essai	% récupération
1	101,5
2	100
3	100
4	101,5
5	98,5
6	91,5

coefficient de variation : 3,81 %
limite de confiance : 98.8 ± 9,7

TABLEAU 8

Essai à 0,03 mg de S par feuille

N° de l'essai	% récupération
1	100
2	100
3	92
4	99
5	100
6	94,5
7	100
8	98

coefficient de variation : 3,12 %
limite de confiance : 97,9 ± 7,20

Le tableau 8 indique les pourcentages de récupérations obtenus avec un autre soufre mouillable, provenant de la firme GORSAC (78 % de S).

REMARQUES.

1. Les extraits acétoniques de soufre doivent être examinés sans tarder, car, par suite de la réaction du soufre avec le végétal, la hauteur des vagues polarographiques diminue de façon sensible. Cette réaction est mise particulièrement en évidence en disposant sur des feuilles une solution acétonique de soufre et en extrayant ce soufre après évaporation du solvant. Le % de récupération ne dépasse pas 64 % si l'extraction est conduite pendant 5 à 10 minutes. Après une extraction de 3 heures par l'acétone bouillante, la quantité de soufre récupéré est tellement faible qu'elle est à peine mesurable.

2. Après avoir effectué un certain nombre d'essais, nous nous sommes aperçu qu'il était inutile de fragmenter les feuilles.

3. Les analyses dont les résultats sont repris dans les tableaux 4, 5, 6, 7 et 8 ont été, comme il se doit, précédées d'essai à blanc (détermination du courant résiduel).

Conclusion

Le dosage du soufre présent à l'état de résidu sur les végétaux est réalisé de manière extrêmement simple et rapide par la voie polarographique. Relevons le temps nécessaire à chaque opération :

— extraction	3 minutes
— préparation de la solution à polarographier	2
— désoxygénation	5
— durée de l'enregistrement	2
Total	**12 minutes**

La sensibilité de la méthode est excellente et la précision très satisfaisante ; à notre connaissance, aucune autre méthode n'allie ces deux qualités essentielles.

LABORATOIRE DE CHIMIE ANALYTIQUE
INSTITUT AGRONOMIQUE GEMBLOUX.

BIBLIOGRAPHIE

1. HALL M. E. *Anal. Chem.*, **22**, 1137 (1950).
2. HALL M. E. *Anal. Chem.* **25**, 556 (1953).
3. KALVODA R. *Collection Czechoslov. chem. communs*, **21**, 825 (1956).
4. OTAKA T., TAKEMOTO H. et KOHZUMA T. *J. Chem. Soc. Japan*, **77**, 1503 (1956) lu dans *Pol. Ber.*, V. 28 (1957).
5. PROSKE G. *Angew. Chemie*, **59**, 121 (1947).
6. VOGEL J. Institut Polarographique de Prague ; *communication personnelle.*

CENTRE D'ÉTUDE DES SOLS FORESTIERS À GEMBLOUX
— CHAIRE DE PÉDOLOGIE —

Contribution à l'étude du climax et en particulier du pédoclimax en forêt équatoriale congolaise (*) (**)

par Alphonse Nanson et Michel Gennart

SOMMAIRE

Introduction

Ire Partie : Étude générale du milieu

Chap. I. — *Généralités*

Chap. II. — *La carte pédobotanique*

Chap. III. — *Choix des stations*

IIe Partie : Étude détaillée du milieu.

Chap. I. — *La végétation - Analyse spectrale.*

Chap. II. — *Le microclimat*

A) Méthodologie
B) Facteurs microclimatiques.

IIIe Partie : Étude pédologique.

Chap. I. — *Plan d'étude et d'échantillonnage*

Chap. II. — *Observations macromorphologiques*

A) Profil forestier type
B) Le test peptisé/floculé
C) Biodynamique du sol au cours de la succession

Chap. III. — *Observations micromorphologiques*

A) Le squelette
B) Le plasma
C) Biodynamique

(*) Synthèse des travaux de fin d'étude effectués à l'Institut agronomique de l'État à Gembloux (année académique 1958-1959).

(**) Déposé à la rédaction le 1er septembre 1960.

Chap. IV. — *Examen des résultats d'analyses*

A) La texture
B) Le pH et l'hydrogène échangeable
C) Les cations échangeables
D) Les éléments organiques totaux
   1) La couverture morte
   2) Le carbone et l'azote du sol
E) La qualité de la matière organique
   1) Le rapport C/N
   2) Les fractions de la matière organique

Résumé et conclusions générales.

Introduction

Comme le signale Richards (1952), très peu d'études d'ensemble ont été consacrées aux différents types de végétations secondaires spécialement envisagés dans le cadre d'une succession végétale. La plupart des travaux publiés à ce sujet sont en effet fragmentaires et rarement préoccupés de considérations syngénétiques.

Cette étude se propose, dans les limites très étroites du temps et des moyens dont nous avons disposé, de suivre l'évolution d'un complexe biocénotique au cours d'une succession végétale. Cette évolution a été spécialement envisagée du point de vue édaphique.

C'est au centre de la cuvette congolaise, dans le massif forestier équatorial, que la séquence a été choisie. L'étude a porté sur quatre stades typiques : la jeune jachère succédant directement à la culture, la jeune forêt secondaire, la vieille forêt secondaire, la forêt semicaducifoliée et, présumée *climax*, la forêt à *Brachystegia laurentii*. En outre, la forêt à *Gilbertiodendron dewevrei* (*paraclimax*) a été également prospectée.

L'étude devait, autant que possible, porter sur la même serie de sol, en particulier sur des sols lithologiquement identiques de façon à isoler, le plus parfaitement possible, le facteur succession végétale. En conséquence, le travail a été effectué suivant l'ordre chronologique suivant :

a) Cartographie exploratrice du sol et de la végétation.
b) Choix des stations les plus typiques.
c) Relevés phytosociologiques et observations microclimatologiques dans ces stations.
d) Examen pedologique détaillé et échantillonnage minutieux.
e) Analyse en laboratoire des échantillons (Belgique).

*
* *

Il nous est très agréable d'exprimer notre gratitude, tout d'abord au Professeur Georges MANIL qui est à l'origine et à la base de ce travail, aussi bien pour l'organisation matérielle que pour l'aide scientifique qu'il ne nous a pas ménagées tout au long de son accomplissement.

C'est avec plaisir que nous remercions l'I.N.É.A.C. dont l'organisation remarquable nous a fourni les moyens nécessaires à sa réalisation. Nous faisons une mention toute particulière pour l'assistance compétente et sympathique que nous ont fournie les membres de la mission pédobotanique Tshuapa-Équateur, en la personne de Messieurs Charles ÉVRARD, botaniste, Paul JONGEN, pédologue et Marcel JAMAGNE, pédologue.

Notre gratitude et notre sympathie s'adressent également au personnel du laboratoire de pédologie de Gembloux, en particulier, à Messieurs G. HANOTIAUX et F. DELECOUR, qui nous ont aidés dans le planning et l'exécution des travaux de laboratoire.

Enfin, nous devons beaucoup aux Professeurs A. NOIRFALISE, M. BOUDRU et C. DONIS qui, par leurs cours illustrés d'excursions fructueuses, nous ont initiés aux grands problèmes et aux grands mystères de la forêt et des équilibres biologiques.

Ire PARTIE

ÉTUDE GÉNÉRALE DU MILIEU

CHAPITRE I — GÉNÉRALITÉS

A. — **Localisation géographique**

Région de Befale (50 Km au nord de l'équateur), district de la Tshuapa.

B. — **Climat**

La cuvette congolaise offre un exemple typique de climat équatorial continental ayant la forêt ombrophile comme végétation climax. Suivant la classification de KÖPPEN, il s'agit du type Afi. La cote udométrique annuelle moyenne est de 2.076 mm (1940-54) ; février est le mois le plus sec avec cependant au moins 8 jours de pluie. La température moyenne annuelle est de 25,8°C (1958). L'altitude de Befale est de 425 m.

C. — **Substrat géologique**

Il est constitué de dépôts de sable argileux dont l'origine est encore mal connue. La définition officielle actuelle caractérise ces sables comme étant principalement des dépôts lacustres, fluviatiles et en partie dépôts de terrasses (CAHEN, 1954, p. 381 et suivantes).

D. — **Géomorphologie**

Elle est caractérisée par une succession de plateaux peu élevés (20 m au-dessus des rivières), séparés des surfaces marécageuses bordant les ruisseaux par une rupture de pente brève, mais forte.

CHAPITRE II. — CARTES PÉDOBOTANIQUES

Elles ont pour but de repérer les stations les plus représentatives de la succession végétale envisagée, tout en précisant la nature du substrat lithologique.

Elles ont été levées sur une aire de 300 hectares environ, au moyen d'un réseau de percées formant un quadrillage de 200 m de côté. Dans les percées, les sondages et les relevés sommaires de la végétation étaient effectués tous les 60 m. L'emploi de photos aériennes (stéréoscope) a permis de vérifier et de préciser les contours.

A. — Carte des sols

On distingue trois types de sols :

1) Sols des plateaux constitués par les sables des bas plateaux (Sb)
2) Colluvions formant une bande étroite entre les types 1 et 3
3) Sols hydromorphes entièrement influencés par la nappe phréatique et sujets à l'inondation.

1) Sols des plateaux : Ils rentrent dans le Grand Groupe des Ferralsols des bas plateaux de la cuvette congolaise (SYS, 1960). Les deux critères de classification employés sont :

a) *Texture* :

Sba — Sables des bas plateaux avec plus de 35 % d'argile.
Sbu — Sables des bas plateaux avec 30 à 35 % d'argile.
Sbe — Sables des bas plateaux avec 20 à 30 % d'argile.

La texture a été appréciée au toucher à une profondeur standard de 60 cm. Les analyses ultérieures ont montré que ces appréciations étaient relativement précises. (à ± 3-4 % près).

b) *État de dégradation apparente.*

Il était important dans le choix des plateaux d'étude d'éliminer les surfaces portant les traces d'une dégradation manifeste qui est caractérisée, selon l'expérience des pédologues de l'INÉAC, par la présence de nombreux grains blanchis dans les horizons superficiels. A ce point de vue, on peut classer les sols en :

n = normaux : absence de grains blanchis sauf dans les deux premiers centimètres.
d = délavés : présence de quelques grains blanchis dans le A_{11}.
l = lessivés : présence de grains blanchis dans tout le A_1 et dans le début du A_3.

2) Colluvions (Sbei).

Ce sont des sols à bon drainage formant la transition entre les sols des plateaux et les terrains hydromorphes ; ils supportent généralement la forêt à *Gilbertiodendron dewevrei*.

3) Sols hydromorphes.

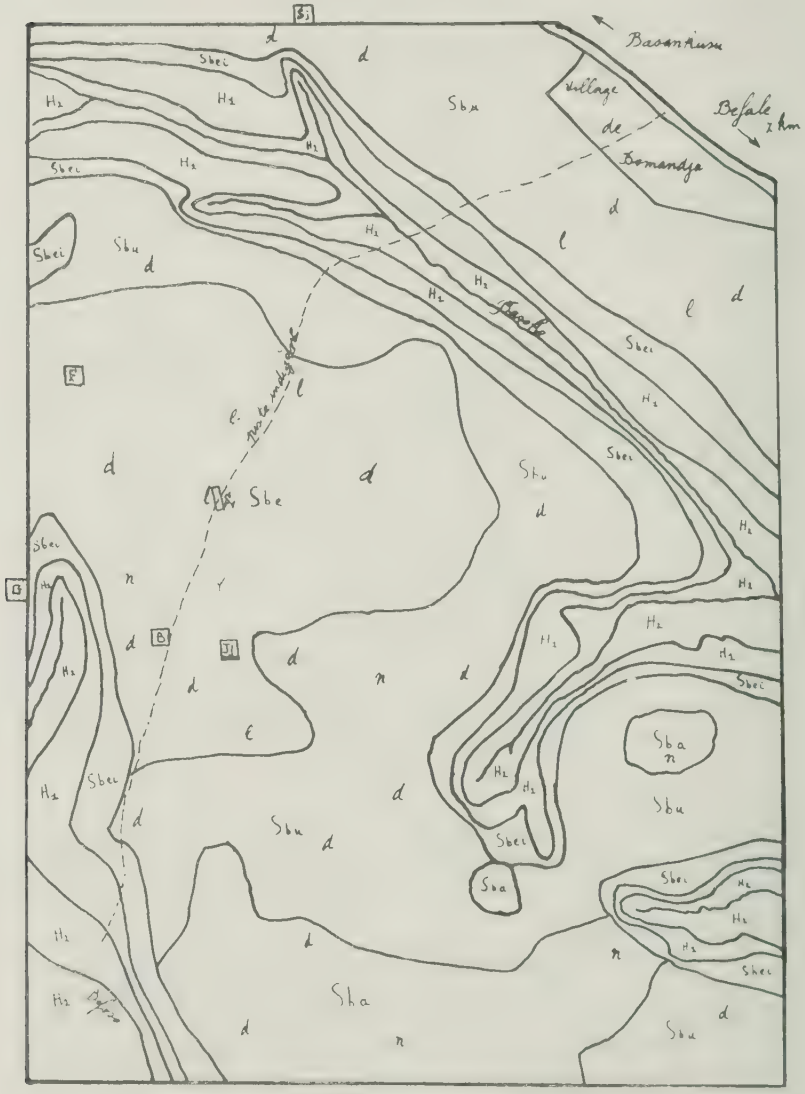
H_1 : Sols hydromorphes non tourbeux constitués d'un sable alluvionnaire grossier blanc, à teneur en éléments fins très faible. Ces sols sont périodiquement inondés.
H_2 : Sols hydromorphes tourbeux formés des mêmes sables mais avec horizon Ao tourbeux bien caractérisé. Ces sols sont constamment inondés.

Remarque : Distribution des termitières.

On rencontre dans la région deux types de termitières :

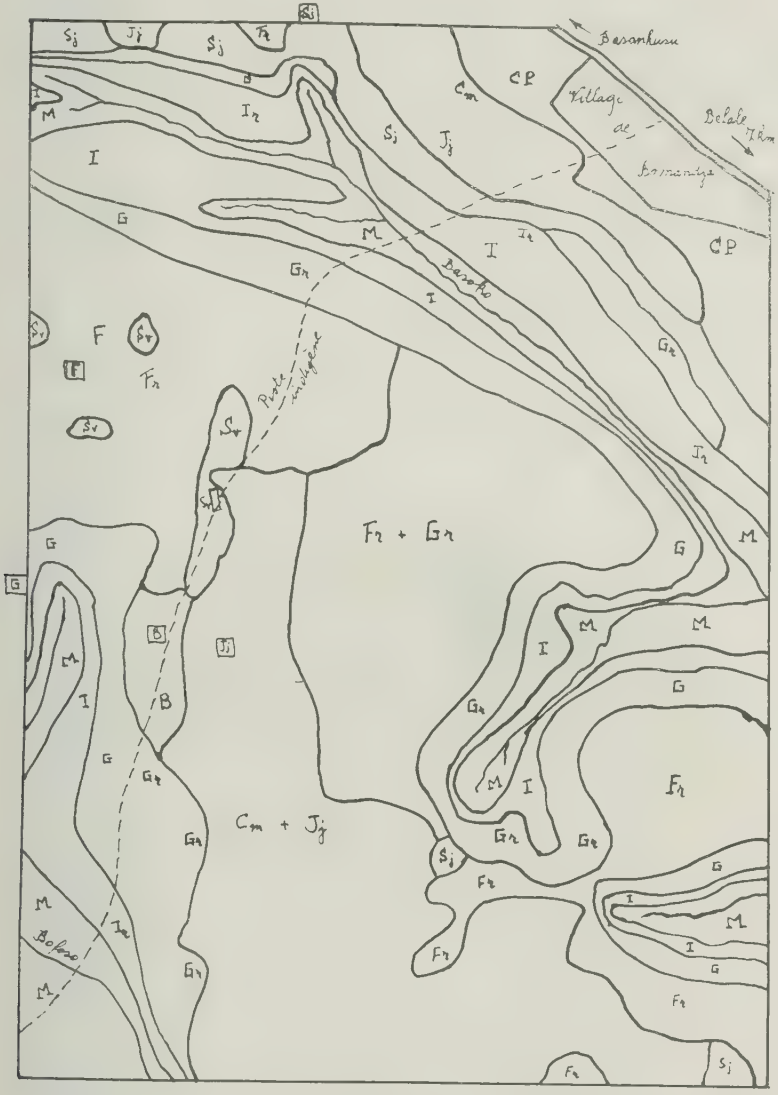
1) Des termitières fossiles atteignant 3 à 5 m de haut et 8 à 10 m de diamètre ; elles recouvrent 15 à 30 % de la surface du sol. Elles sont caractérisées

CARTE DES SOLS



Echelle : 1/13.000e

CARTE DE LA VÉGÉTATION



Echelle : 1/13.000e

par une teneur en argile supérieure à celle des sols qu'elles recouvrent (*).

2) De petites termitières actuelles en forme de massue ou de champignon et pouvant atteindre une hauteur de 50 à 75 cm, et un diamètre de 25 à 30 cm.

Ces deux types sont répandus sur les sols de plateau et sur colluvions ; ils sont absents sur les sols hydromorphes.

B. **Carte de la végétation**

Comme pour les sols, on peut répartir la végétation en trois grands groupes :

1) Les groupements de plateau.
2) La forêt à *Gilbertiodendron dewevrei* sur colluvions.
3) Les forêts édaphiques liées aux sols hydromorphes.

1) Les Groupements de plateau.

Ce sont surtout ces types de végétation qui feront l'objet de l'étude ci-après. Ils sont décrits dans l'ordre de leur succession chronologique.

CP - *Cultures et palmeraies*, proches des villages.

Cm - *Cultures de manioc* plus ou moins abandonnées et progressivement envahies par les espèces de la jachère jeune.

Jj - *Jachère jeune* (âge maximum 7-8 ans, hauteur 10 m) correspond plus ou moins à l'Alliance : *Caloncobo-Tremion* (Lebrun et Gilbert, 1954). Elle se présente sous la forme d'un massif très touffu à couvert bas et épais, dominé, entre autres, par *Vernonia conferta* Benth. et *Macaranga monandra* Muell-Arg. Le sous-bois très dense est constitué surtout de *Zingiberaceae* (*Costus*, *Aframomum*) et de *Marantaceae* mêlées à de nombreuses plantes grimpantes (*Leea*, *Dioscorea*, etc.).

Sj - *Forêt secondaire jeune* (âge estimé à 15-20 ans, hauteur environ 20 m). Elle correspond à peu près à l'Alliance : *Musangion cecropioidis* (Lebrun et Gilbert, 1954).

Il s'agit normalement du stade bien connu de la parasoleraie. Cependant, dans la région de Befale, les parasoliers ne forment que très rarement un couvert continu de quelqu'étendue. Au contraire, la physionomie est largement déterminée par l'abondance de *Harungana madagascariensis* Lam. et de *Myrianthus arboreus* P. Beauv. dont le couvert est plus élevé mais très irrégulier.

Le sous-bois assez encombré est occupé par des espèces de la forêt secondaire plus âgée comme *Combretodendron*, *Albizia*, *Tetrapleura*, etc., qui émergent de la souille constituée principalement par *Aframomum thonneri* De Wild.

(*) Le nivellement de ces termitières (Bulldozer) permettrait de recouvrir le sol d'une couche d'une trentaine de centimètres. Cette mesure pourrait éventuellement avoir un intérêt agronomique en raison de leur teneur élevée en argile.

Sv - *Forêt secondaire vieille* (Alliance : *Pycnantho-Fagarion* (LEBRUN et GILBERT, 1954).

C'est une formation de transition caractérisée par une grande richesse floristique, un dôme inégal, avec par conséquent une stratification enchevêtrée et une grande abondance de lianes.

La strate arborescente est constituée d'essences héliophiles, à croissance rapide et à bois léger : *Combretodendron*, *Fagara*, *Uapaca*, *Bosqueia*, etc. Aussi, dès qu'un individu est surcimé, il dépérit rapidement et meurt ; son bois poreux et riche en cellulose est facilement attaqué et la cime s'effondre à la première tornade. Telle serait, d'après RICHARDS (1952, p. 380), la genèse du dôme inégal et des autres caractéristiques de ce groupement.

Ces forêts forment rarement des peuplements typiques étendus ; par contre, ils se rencontrent fréquemment en mosaïque non cartographiable dans les autres types de forêt.

F - *Forêt semicaducifoliée* équatoriale et guinéenne (*) (Alliance : *Oxystigmo-Scorodophloeion* LEBRUN et GILBERT, 1954).

Les stades ultimes de la forêt secondaire vieille passent insensiblement à la forêt semicaducifoliée.

Physionomiquement, cette dernière est encore caractérisée par une certaine hétérogénéité structurale, dans le plan vertical (strates souvent difficiles à différencier), comme dans le plan horizontal (mosaïque). Néanmoins, le couvert est beaucoup plus continu que dans la forêt secondaire ; les lianes sont beaucoup plus rares et le sous-bois est moins dense.

Floristiquement, la strate supérieure comprend spécialement : *Scorodophloeus zenkeri* HARMS, *Cynometra alexandri* C.H. WRIGHT et *Erythrophloeum guineense* G. DON. Dans le sous-bois, on rencontre surtout *Scaphopetalum* div. spp. et *Geophila obvallata* F. DIDR.

B *Forêt primitive à Brachystegia laurentii* (DE WILD) LOUIS ex HOYLE (Ass. *Brachystegietum laurentii*, GERMAIN et EVRARD, 1956).

C'est la *forêt climax* de plateau dans la région de Yangambi (GERMAIN et EVRARD, 1956). C'est un groupement très lourd avec nette dominance du *Brachystegia* dans la strate supérieure qui atteint 40 à 45 m. Contrairement à celles des forêts secondaires, les strates herbacées et suffrutescentes sont peu denses ; elles sont peuplées par des sciaphytes, tels que *Scaphopetalum thonneri* DE WILD, *Palisota brachythyrsa* MILDBR., *Pavetta tetramera* DE WILD. La régénération du *Brachystegia* est abondante sous lui-même mais les jeunes plants ne s'écartent guère du pied des semenciers (barochore type).

Dans le secteur cartographié, la surface occupée par cette forêt est non seulement réduite, mais aussi perturbée par l'homme. En effet, la piste indigène traverse la parcelle à *Brachystegia* et, même si les strates supérieures ne sont pas perturbées, les strates inférieures sont visiblement modifiées (coupe de sticks, récolte de chenilles).

(*) L'indice r désigne des forêts remaniées dans leurs strates inférieures.

2) La forêt à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild) J. Leonard.

C'est une forêt primaire physionomiquement et synécologiquement proche de la forêt à *Brachystegia*. Cependant, ayant son optimum sur colluvions proches des formations hydromorphes, elle est plus fraîche et mieux tamponnée.

Elle est d'autre part caractérisée par une strate supérieure pratiquement monophytique, des strates intermédiaires sporadiques, et une strate suffrutescente et herbacée, bien fournie.

Dans la région, cette forêt constitue un groupement *paraclimax*. Il faut cependant remarquer que le *Gilbertiodendron* peut, dans une certaine mesure, transgresser dans les forêts de plateau et parfois même dans les groupements hydromorphes.

3) Forêts édaphiques liées aux sols hydromorphes.

I - *Forêts périodiquement inondées* (Ordre des *Guibourtio-Oubanguietalia*, Lebrun et Gilbert, 1954).

Elles occupent des sites périodiquement inondés. Durant la période d'étiage, la faible quantité des matières organiques qui n'a pas été emportée par le retrait des eaux est rapidement décomposée.

Ces forêts possèdent une strate arborescente relativement basse (20-25 m) et assez claire dans laquelle on rencontre,entre autres, *Guibourtia demeusei* (Harms) J. Leonard. Les strates arbustives et herbacées sont peu fournies.

M - Forêts marécageuses (Ordre : *Mitragyno-Raphietalia* (Schnell, 1952).

Elles constituent le groupement climax des sols marécageux. La décomposition malaisée de la matière organique entraîne la formation d'un horizon superficiel à caractère tourbeux. Les végétaux s'adaptent aux conditions asphyxiques du sol par formation, soit de racines échasses (*Coelocaryon*), soit de pneumatophores (*Mitragyne*, *Symphonia*). Sur les unes et les autres, se développent de nombreux épiphytes et de jeunes brins. La structure est dense et enchevêtrée ; les lianes sont nombreuses ; la hauteur varie de 20 à 25 m.

Remarque. — Les forêts édaphiques ont une succession végétale propre. Leurs phases secondaires sont souvent caractérisées par des peuplements presque monophytiques de palmiers-lianes : *Ancistrophyllum secundiflorum* (P. Beauv.) Mann et H. Wendl.

Chapitre III. — CHOIX DES STATIONS

La mise au point de la carte pédobotanique a permis de choisir, avec l'aide de la mission INÉAC, les stations représentant les maillons les plus typiques de la succession dans les limites de la surface prospectée. Ce choix a été guidé par le souci d'éliminer au maximum les facteurs parasites importants, étrangers à la succession elle-même. C'est ainsi que les stations ont été groupées autant que possible dans le même secteur de la carte, sur

des sols lithologiquement identiques et ne souffrant pas d'un état anormal de dégradation (cf. placeaux carrés ou rectangulaires délimités sur les cartes).

En fait, chaque station comporte inévitablement des particularités propres (topographie, substrat, influences anthropiques complexes), généralement mineures certes, mais dont il importe de ne pas confondre l'influence avec l'effet succession.

Ainsi, par exemple :

Jachère jeune (Jj, cf. cartes). Bien que succédant à des cultures installées après abattage récent de la forêt climax, elle possède une flore et un microclimat perturbé par la proximité du massif forestier et la présence de quelques gros semenciers épargnés par la hache.

Forêt secondaire jeune (Sj). Elle est éloignée des autres stations. Elle se trouve sur un substrat plus riche en argile (32 % contre 25 %) et à proximité du village, ce qui laisse envisager la possibilité de perturbations successives.

Forêt secondaire vieille (Sv). Se trouve en travers de la piste et à proximité de zones dégradées (I).

Forêt semicaducifoliée (F), semble peu touchée par les facteurs perturbateurs.

Forêt à « Brachystegia » (B), possède un caractère primitif affirmé dans ses strates supérieures ; elle est néanmoins perturbée dans les strates inférieures par les indigènes.

Forêt à « Gilbertiodendron » (G), semble typique.

D'autre part, nous n'avons aucune preuve que les divers stades rencontrés soient bien des stades de la succession végétale issus de l'abattage de la forêt climax et qui, après la culture, seraient restés inviolés. Il est possible et même probable que ces différents stades soient issus de la coupe de forêts secondarisées à divers degrés, la recolonisation végétale pouvant à son tour être perturbée par l'homme.

Absolument parlant, le problème est donc beaucoup plus complexe qu'il n'apparaît à première vue.

Néanmoins, il semble que, pratiquement, l'importance effective du facteur succession vis à vis des facteurs parasites rende les effets de ces derniers presque négligeables.

IIe Partie

ÉTUDE DÉTAILLÉE DU MILIEU

Chapitre I. — LA VÉGÉTATION

Elle a été étudiée dans deux buts :

1) Cadrer le travail pédologique avec plus de précision.

2) Fournir un faisceau de résultats dans un domaine encore peu connu par la littérature (Richards, 1952, pp. 377, 381, 382).

Cette étude a débuté par la réalisation pour chaque station d'un profil en long dont la technique s'inspire de celle décrite par Davis et Richards (1933-34) (*).

Ensuite, les relevés (**) de la flore ont été réalisés en collaboration avec Monsieur C. Évrard, de l'INÉAC. Ils ont été effectués, strate par strate, sur une aire de 2000 m² environ suivant la méthode rapide de Braun-Blanquet (1932). Dans le relevé, chaque espèce est suivie de ses coefficients d'abondance-dominance, du type de sa forme biologique, de sa distribution géographique, du mode de dissémination des diaspores et du groupement phytosociologique dans lequel elle a son optimum. De cette façon, les relevés ont pu servir de base à l'analyse spectrale. Le spectre brut, on le sait, s'obtient par comptage du nombre d'espèces possédant la forme considérée dans le relevé ; le spectre pondéré, par addition des coefficients de recouvrement de chacune des espèces possèdant cette forme.

A. — **Analyse spectrale** (cf. Tableau I) (p. 300-301).

1) Le nombre d'espèces.

Pour la même surface de base, le nombre d'espèces par relevé augmente de la Jachère jeune (Jj) jusque la Forêt secondaire vieille (Sv) où il atteint un maximum ; il diminue ensuite jusque la Forêt à *Brachystegia* (B). La valeur de ce maximum s'impose d'autant plus que la surface inventoriée du Sv est inférieure à celle des autres stations, pour de pures raisons d'extension géographique.

Ce fait peut s'expliquer par la coexistence, dans la forêt secondaire vieille, des espèces à affinités secondaires et des espèces à affinités primaires ; les premières étant, d'autre part, presque exclues des groupements primaires et les dernières des groupements secondaires. Ce phénomène serait général pour les séries évolutives des régions tempérées (Warming, 1909, p. 336). Il a été signalé en Afrique, entre autres par Lebrun et Gilbert (1954, p. 60) et Evrard (*in* Van Wambeke et Evrard 1954, p. 19).

(*) Cf. Nanson, A., 1959,pp. 20-34 Travail de fin d'étude (inédit).
(**) Idem, pp. 42 à 64.

Dans la forêt à *Gilbertiodendron* (G), le nombre des espèces est le plus réduit, alors que la surface inventoriée est la plus grande. Cette pauvreté floristique relative est confirmée par l'ensemble des auteurs : LOUIS (*in* LOUIS et FOUARGE, 1949, p. 29), RICHARDS (1952, p. 38), GÉRARD (1959). Comme dans les forêts liées aux sols hydromorphes, elle semble la conséquence de la sélectivité plus grande du milieu.

2) LES FORMES BIOLOGIQUES.

La classification de RAUNKIAER (1905), adaptée aux régions tropicales par LEBRUN (1947), nous a servi de base pour déterminer la forme biologique des espèces.

Suivant ce dernier auteur, les formes biologiques des végétaux des régions équatoriales ne doivent pas être considérées du seul point de vue de l'adaptation à une période défavorable (réduction des pluies), mais surtout être envisagées dans le sens d'une adaptation à la concurrence pour l'exploitation du milieu.

Dès la jachère jeune, la proportion spécifique des *phanérophytes* atteint déjà 80 % ; cette proportion augmente insensiblement et s'élève à 88 % dans la forêt à *Brachystegia* et 91 % dans la forêt à *Gilbertiodendron*. Une allure analogue est décelée par le spectre pondéré avec cependant une baisse sensible pour les stations Sj et B. Ces deux irrégularités peuvent, au moins partiellement, s'expliquer par l'influence de remaniements anthropiques antérieurs.

La proportion des *tropophytes* parmi les méga- et mésophanérophytes atteint 40 % dans les jeunes formations secondaires ; elle diminue ensuite pour se maintenir à un chiffre qui est encore assez élevé (B : 18 % ; G : 13 %). Leur recouvrement n'est cependant appréciable que dans les groupements secondaires (Jj, Sj, Sv) ; il devient négligeable dans les forêts à caractères primaires (F, B, G) (*).

(*) Si on considère la proportion en espèces et en recouvrement d'une forme quelconque (biologique, de dissémination, etc.), on constate que dans les stations où celle-ci n'est manifestement pas dans son milieu optimum (Barochore en Jj, Anémochore en forêt primaire), le chiffre du recouvrement relatif est faible, sa vitalité étant inhibée. Le chiffre du nombre d'espèces est par contre encore souvent important et supérieur au précédent : ces espèces semblent donc comme mises en veilleuse.

Il suffit que les conditions du milieu s'améliorent vis à vis de cette forme pour que le potentiel inhibé éclate et que les chiffres relatifs du recouvrement deviennent de loin supérieurs à ceux du nombre d'espèces.

Le spectre brut semble donc correspondre à une valeur potentielle et le spectre pondéré à une valeur actuelle. Le rapport du second au premier semble constituer la mesure dans laquelle ce qui est devient ce qui peut être, suivant que le milieu est plus ou moins favorable à cette réalisation. Ce rapport donne donc grosso-modo une idée de la mesure dans laquelle le milieu convient à cette forme et inversement la mesure dans laquelle cette forme est adaptée au milieu considéré.

TABLEAU I

Tableau comparatif des spectres des différents stades de la succession végétale.

Stations	Jj		Sj		Sv		F		B		G	
Surfaces inventoriées	2000 m²		2000 m²		1560 m²		2000 m²		2000 m²		2700 m²	
Nombre de strates	3		4		5		5		5		5	
Nombre d'espèces rencontrées	132		144		146		131		128		106	
Spectre	Brut	Pond.	Brut	Pond.	Brut	Pond.	Brut	Pond.	Brut	Pond.	Brut	Pond.
1. *Formes biologiques*												
a) *Phanérophytes*, total	80,3	94,7	79,7	67,2	86,2	94,3	89,3	96,7	88,0	71,1	90,8	96,8
dont érigés	50,8	83,4	51,2	39,7	55,5	69,8	64,1	61,5	64,6	67,5	66,2	93,5
% de tropophytes	40,5	24,5	40,4	37,4	17,2	37,4	20,0	2,8	17,5	3,2	12,5	0,5
dont grimpants (lianes)	29,5	11,3	28,5	27,6	30,7	24,5	25,2	32,2	23,4	3,6	24,6	3,3
b) *Chaméphytes*	6,0	2,9	9,7	8,2	4,8	0,8	3,8	1,0	6,3	3,2	2,8	0,2
c) *Hémicryptophytes*	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
d) *Géophytes*	10,6	2,1	8,3	23,2	8,2	4,8	6,9	2,1	5,5	25,6	6,6	3,1
e) *Thérophytes*	2,3	0,2	2,1	1,4	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

2. *Distribution géographique*												
P R	10,6	26,8	8,4	9,8	2,1	2,4	2,4	1,1	2,4	1,7	3,9	0,2
A T	22,9	26,1	19,1	24,1	10,6	4,9	8,8	1,3	4,8	0,3	4,9	0,3
Sp. à pot. extra-Guin.	33,5	52,9	27,5	33,9	12,7	7,3	11,2	2,4	7.2	2,0	8,8	0,5
O G	30,3	34,2	25,2	16,6	32,0	27,8	29,6	34,0	29,6	11,0	28,5	58,0
C G	25,4	4,9	32,9	23,4	32,6	34,3	36,9	38,3	37,6	44,7	35,3	16,7
C	10,6	7,9	14,5	26,2	22,7	31,0	22,4	25,2	25,6	42,1	27,4	24,9
3. *Dissémination*												
Ba et E	22,3	6,7	23,5	11,3	34,3	28,5	33,5	39,2	37,9	50,0	33,0	69,7
Zo	62,5	72,3	58,6	69,2	55,1	52,9	52,6	39,2	53,1	47,3	54,7	29,4
At	3,0	8,1	2,7	4,0	1,7	0,1	1,9	0,1	1,6	0,1	1,4	0,1
An	10,6	12,6	13,8	14,8	8,9	18,4	11,5	21,5	7,0	2,4	10,4	0,8
Hy	1,5	0,1	1,4	0,7	0,0	0,0	0,4	0,0	0,4	0,0	0,4	0,0
4. *Écophytosociologie*												
At	5,7	9,6	2,1	1,4	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
C	25,7	33,1	20,8	42,7	2,8	0,7	2,3	0,1	1,2	0,0	1,9	0,2
M	8,3	40,8	10,4	27,8	3,4	0,5	3,0	0,5	1,6	0,0	0,0	0,0
P	17,4	3,9	17,4	7,7	12,4	22,7	11,8	2,5	8,2	0,7	5,2	0,3
total des sp. à affin. second.	57,1	87,4	50,7	79,6	17,6	23,9	17,5	3,1	11,0	0,7	7,1	0,5
O	7,2	0,5	11,1	4,8	25,2	26,8	26,3	37,4	32,0	11,3	24,0	3,2
Semp.	5,3	3,0	6,6	0,5	11,0	8,2	10,3	16,0	14,4	65,9	16,5	71,8
For. gl.	28,0	8,7	28,8	14,9	43,1	40,5	38,2	42,9	36,7	21,4	42,0	23,7
Hydrom.	2,3	0,2	2,8	3,1	0,2	0,2	7,6	0,5	5,8	0,6	10,4	0,9

Remarquons que la forêt semicaducifoliée (F) ne comporte que 20 % de tropophytes avec un très faible recouvrement (2,8 %) Le premier chiffre est cependant du même ordre de grandeur que ceux cités par Lebrun et Gilbert (1954, p. 19) et par Richards (1952, p. 195).

La proportion en espèces des *lianes* est plus importante dans les groupements secondaires que dans les groupements primaires ; la proportion en recouvrement ne devient très faible que dans les deux forêts primaires (B et G).

Les *chaméphytes* ne sont guère abondants. On note un maximum dans le spectre brut et pondéré en forêt secondaire jeune (Sj). Il est probablement à mettre en rapport avec le maximum d'éclairement relatif, sous cette station (6,8 %).

Les *hémicryptophytes* ne font qu'une apparition fugitive sous jachère jeune.

Les *géophytes* diminuent en espèces, d'une façon régulière au cours dela succession, avec des recouvrements divers.

Quant aux *thérophytes*, ils ne se manifestent que dans les deux premiers stades avec des recouvrements insignifiants.

La succession végétale se traduit donc par une augmentation de la proportion des phanérophytes au détriment des chamephytes et des géophytes. Les hémicryptophytes et les thérophytes ne se manifestent que dans les premiers stades et sont d'importance négligeable.

En vue de comparer nos résultats avec quelques chiffres fournis par la littérature, nous avons dressé le tableau suivant pour les spectres bruts simplifiés.

Tableau II

Références	Stations	nb. sp.	Ph	Ch	H	G	T
Befale, 0,3° Lat. N, 1959	Jj	132	80,3	6,0	0,7	10,6	2,3
	Sj	144	79,7	9,7	0,0	8,3	2,1
	Sv	146	86,2	4,8	0,0	8,2	0,7
	F	131	89,3	3,8	0,0	6,9	0,0
	B	128	88,0	6,3	0,0	5,5	0,0
	G	106	90,8	2,8	0,0	6,6	0,0
Yangambi, 1° Lat. N, Louis 1939	F	—	88,7	2,0	1,0	9,3	0,0
1949	G	—	86,6	7,9	—	4,5	—
1949	G	—	86,3	4,4	0,5	7,8	0,0
Yangambi, Germain-Évrard 1956	B	312	86,9	6,7	—	6,4	—

Nos résultats sont donc proches des chiffres des groupements correspondants de Yangambi. On remarque cependant que, de part et d'autre, les spectres des groupements à structure initiale restaurée (cinq strates) ne diffèrent pas entre eux d'une manière appréciable.

3) Chorologie.

Nous avons adopté les divisions provisoires utilisées par Germain et Évrard (1956).

La distribution géographique d'un certain nombre d'espèces (3 à 4 %) n'a pu être établie. Les proportions calculées sont par conséquent relatives au total des espèces chorologiquement connues.

Les *espèces plurirégionales* (P R), dont l'aire de dispersion déborde de l'Afrique, diminuent régulièrement en proportion et en recouvrement au cours de la succession. Elles ne se trouvent cependant en nombre appréciable que dans les deux premiers stades (Jj et Sj).

Les *espèces* débordant de la région guinéenne et *pouvant s'étendre à toute l'Afrique tropicale* (AT) montrent la même évolution mais à un niveau plus élevé.

Le total des deux types précédents représentant les *espèces à potentialité extra-guinéenne*, diminue donc progressivement. Il passe de 34 % dans la jeune jachère à 7 % dans la forêt à *Brachystegia*, leur recouvrement ne se maintenant d'une manière appréciable que dans les deux premiers stades.

Les *espèces omniguinéennes* (OG) restent en proportion à peu près constante (~ 28 %) ; leur recouvrement varie d'une façon irrégulière.

Les *espèces du Massif Forestier centroguinéen* (CG) (région guinéenne à l'exclusion du domaine occidental) augmentent avec la succession.

Les *espèces limitées au secteur forestier central congolais* (C) et à ses abords immédiats, accentuent encore l'allure précédente.

L'élément de base est donc constitué par les espèces à distribution omni- et centroguinéenne (50 à 70 %). L'élément à potentiel extraguinéen n'est appréciable que dans les premiers groupements secondaires (30 %), il s'efface rapidement au cours de la succession devant l'élément congolais central qui devient marquant dans les groupements primaires (25 à 30 %).

La succession se caractérise donc par un endémisme de plus en plus accentué.

La littérature n'est pas riche en chiffres précis ; nous citons les spectres bruts suivants (Tabl. III).

Tableau III

Source	Stations	PR	AT	OG	CG	C
Befale, 1959	B	2,4	4,8	29,6	37,6	25,6
	G	3,9	4,9	28,5	35,3	27,4
Germain-Evrard (Yangambi, 1956)	B	2	5	23	34	36
Gérard (Uélé, 1959)	G	0,5	6,7	53,9	22,6	16,3

Le caractère un peu moins endémique de notre forêt à *Brachystegia* peut probablement être attribué à l'action anthropique dans les strates inférieures. La position plus périphérique des forêts à *Gilbertiodendron* de l'Uélé est sans doute à l'origine de la prédominance de l'élément omniguinéen au détriment de l'élément congolais central.

1) Dissémination des diaspores.

Nous reprenons la légende proposée par Lebrun et Gilbert (1954, p. 12).

Les *Barochores* (Ba) et Barochores explosifs (E) augmentent en proportion d'espèces et surtout de recouvrement au cours de la succession.

La proportion des *Zoochores* (Zo) et des *Anthropochores* (At) décroît régulièrement.

Les *Anémochores* (An) varient irrégulièrement tandis que les *Hydrochores* (Hy) n'apparaissent que dans les premiers stades de la succession.

Au point de vue de la dispersion des diaspores, l'évolution syngénétique se traduit donc par une augmentation relative des barochores et une diminution des zoochores. Cependant, même dans les groupements primaires, la proportion des espèces zoochores est encore supérieure à celle de toutes les autres formes réunies, alors que les barochores ne constituent encore qu'un tiers des espèces. Remarquons que les espèces zoochores sont surtout abondantes dans les strates inférieures tandis que les barochores priment dans les strates supérieures.

5) Groupes écophytosociologiques.

Il s'agit des groupes de la classification écologique des forêts du Congo (Lebrun et Gilbert, 1954).

Les espèces *Anthropophiles*, *rudérales* ou *post-culturales* (At), disparaissent au cours des deux premiers stades (jachère et jeune forêt secondaire).

Les espèces ayant leur optimum dans le *Caloncobo-Tremion*, auquel correspond plus ou moins la Jachère jeune, ont effectivement un optimum dans celle-ci. Cependant, la valeur élevée de leur spectre brut et surtout pondéré (maximum) en forêt secondaire jeune permet de croire que cette dernière station a subi des remaniements anthropiques ainsi que l'aspect physionomique et la proximité du village le laissaient supposer.

Les espèces du *Musangion cecropioidis* (M) auquel devrait correspondre le stade Sj sont déjà très abondantes en Jj et le spectre pondéré y atteint même son maximum. Ces tendances pourraient indiquer que le stade Jj se trouve syngénétiquement situé entre le *Caloncobo-Tremion* et le *Musangion cecropioidis*.

Les espèces du *Pycnantho-Fagation* (P) (auquel correspond le stade Sv) sont nombreuses dans les stades Jj et Sj mais n'y possèdent qu'un faible recouvrement.

Ce potentiel inhibé éclate en Sv, pour être remis en veilleuse en F, et se réduire sans disparaître en B et G.

Le total des *espèces propres aux groupements typiquement secondaires* (At + C + M + P) est très élevé dans les deux premiers stades ; il tombe spectaculairement en Sv pour ensuite diminuer graduellement. Notre stade Sj est donc beaucoup plus rapproché du stade Jj qu'il ne l'est du stade Sv.

Les espèces de l'*Oxystigmo-Scorodophloeion* (O) (auquel correspond la station F) augmentent progressivement et atteignent un maximum en F-B ; le recouvrement atteint un maximum bien net en F.

Les espèces propres aux *forêts sempervirentes* (S) prennent une importance grandissante et leur recouvrement, indice de leur vitalité, devient, dans les forêts climax B et G, supérieur à la somme des recouvrements des autres groupes réunis (65 à 70 %).

Les *espèces forestières en général* (For. gl) (GERMAIN-ÉVRARD, 1956), à amplitude écologique vaste ou indéterminée, sont mal représentées dans les jeunes groupements secondaires ; elles atteignent leur optimum dans les vieilles forêts secondaires (Sv et F).

Enfin, les *espèces transgressives des forêts liées aux sols hydromorphes* (Hy) augmentent dans les groupements primaires sans que leur recouvrement devienne appréciable.

On observe donc que chacun des stades correspond approximativement au groupement pressenti. Cependant, des irrégularités sont observées : en Jj, qui a syngénétiquement dépassé le stade du *Caloncobo-Tremion* ; en Sj, qui a subi des remaniements ; en B, dont le caractère climax est néanmoins réaffirmé. Enfin l'écart Sj-Sv est très accusé et la transition entre ces deux types est brutale. Ces caractéristiques correspondent aux observations faites précédemment ; elles se retrouveront d'ailleurs dans l'analyse microclimatologique et pédologique.

B. — Conclusions

1) L'analyse spectrale a confirmé et précisé les particularités propres à chaque station et indépendantes de l'effet succession.

2) La succession végétale elle-même semble caractérisée sur la base des groupements étudiés par :

a) Un accroissement du nombre d'espèces par surface unitaire jusqu'un maximum dans les vieilles forêts secondaires ; ensuite une diminution jusqu'aux groupements climax.

b) Une augmentation de la proportion des phanérophytes aux dépens des autres formes biologiques (chaméphytes et géophytes).

c) Un endémisme de plus en plus accentué.

d) Une augmentation relative des espèces barochores et une diminution des espèces zoochores.

3) Notre groupement à *Brachystegia*, bien qu'il ait subi localement une influence anthropique, présente des caractères nettement climaciques.

Le groupement à *Gilbertiodendron* développé sur colluvions présente des caractères primaires analogues (*Paraclimax*) (*).

Quant à la Forêt semicaducifoliée, elle possède par rapport à la Forêt à *Brachystegia* des caractères primaires beaucoup moins évidents qui semblent en contradiction avec l'importance des étendues qu'elle recouvre et son apparente stabilité. Cependant, bien que ses essences constituantes soient héliophiles et ne puissent se régénérer sous leur propre couvert, elles en sont par contre capables à l'occasion de fréquentes trouées (chablis, bris de cimes). Par conséquent, hétérogène et instable à une échelle de temps et d'espace restreinte (are ou même hectare), elle peut être considérée comme homogène et stable à une échelle plus vaste.

Néanmoins, même dans ce cas, cette stabilité est précaire car elle postule l'absence d'une essence plus sciaphile et capable de porter son couvert au-dessus des arbres préexistants. Or, le *Brachystegia* peut vivre longtemps sous un faible éclairement et, dès qu'il atteint la lumière, étendre une cime puissante. On observe ainsi aux lisières de contact des forêts à *Brachystegia* et semicaducifoliées une expansion du *Brachystegia* sous le couvert de la forêt semicaducifoliée (Germain et Évrard, 1956, p. 93 ; observations personnelles). Cette expansion est cependant très lente en raison du caractère barochore exclusif de cette essence.

Dans ces conditions, la forêt semicaducifoliée apparaît comme un stade provisoirement stable par carence du *Brachystegia*, que l'action anthropique aurait relégué dans quelques rares ilôts (**).

(*) *Sensu* Lebrun et Gilbert (1954).

(**) Selon l'opinion qui nous a été suggérée par C. Évrard. il n'est par ailleurs pas prouvé que depuis la fin des dernières périodes sèches du quaternaire, toutes les forêts de plateau aient été des forêts à *Brachystegia*. Il est même probable qu'en raison de son faible pouvoir d'expansion, le *Brachystegia* n'ait jamais pu occuper tous les milieux qui lui étaient favorables. Le facteur anthropique l'aurait à son tour relégué dans des ilôts refuges. Selon cette conception, l'importance des étendues recouvertes par la forêt semicaducifoliée n'est alors plus surprenante.

D'autre part, il n'est pas certain que le *Brachystegia* puisse succéder à tous les types de forêts semicaducifoliées, en particulier, à celles qui se trouvent sur un sol dégradé par une suite de cycles de cultures épuisants. Dans ces conditions, l'hypothèse d'un *Subclimax* au sens de Lebrun et Gilbert (1954, p. 65) c'est-à-dire d'un groupement stable lié à la dégradation du climax et de son milieu, ne peut être écartée à priori.

Chapitre II. — LE MICROCLIMAT

Le but poursuivi est de saisir l'évolution du microclimat, dans et au voisinage du sol, au cours de la succession végétale. Le nombre réduit de journées d'observation ne permet cependant que de formuler des tendances générales.

A. — **Méthodologie**

Le manque d'appareils enregistreurs a imposé la nécessité de procéder suivant la méthode dite des « journées écoclimatologiques ». Au cours de celles-ci (journées ensoleillées), des observations ont été faites, toutes les heures et simultanément, dans une des stations à étudier et dans la station de référence à découvert. La distance entre les différentes stations et cette dernière était de l'ordre de 3 km.

Facteurs mesurés

1. *Température du sol* à 1 - 5 - 10 - 20 cm de profondeur au moyen de géothermomètres à mercure (station, de référence : sol nu).
2. *Température de l'air* à 1 - 10 - 20 - 50 cm de hauteur par Assman portatif.
3. *Température et humidité de l'air* par thermohydrographe de Fuess placé sous abri : à 75 cm du sol dans chaque station étudiée, à 150 cm dans la station de référence.
4. *Pouvoir évaporant* de l'air par évaporomètre de Piche à 10-50-150 cm, à l'air libre.
5. *Eclairement relatif* par luxmètre à photoélément de Lange. Chaque observation horaire est la moyenne de 50 mesures effectuées à 50 endroits différents dans la station à étudier. Cette moyenne (taches de soleil comprises) est rapportée à la moyenne de 50 mesures effectuées simultanément à la station de référence.

B. — **Facteurs microclimatologiques**

1) Température de l'air et du sol.

La température de l'air, à découvert, à 1,5 m sous abri, varie de 18 à 34° C (minima et maxima). En jeune jachère (Jj), elle varie de 21 à 26° C. Au cours de la succession, la moyenne à tendance à diminuer et à se stabiliser sous forêt climax à environ 23° C, avec un écart de $\pm$ 2° C.

La température du sol nu à 1 cm de profondeur atteint fréquemment des minima de 19° C et des maxima de 55 ° C. Dès que le couvert de la jachère est rétabli (3-4 ans), les maxima sous litière dépassent rarement

26° C, et les écarts n'excèdent plus 5 à 6° C. Au cours de la succession, la moyenne se stabilise vers 23° C et les écarts diminuent lentement jusque 1 à 2° C sous forêt climax. La même évolution s'observe en profondeur avec évidemment des écarts plus faibles.

Dans et au voisinage du sol, la progression de la succession végétale se caractérise donc par une réduction des amplitudes thermiques journalières et par la baisse des valeurs moyennes qui tendent vers une valeur d'équilibre voisine de 23° C. Il est d'autre part utile de remarquer que la chute des écarts de la jachère jeune à la forêt climax est minime vis à vis de celle qui existe entre sol nu et jachère.

2) Humidité relative—Déficit de saturation Tension de vapeur.

L'humidité de l'air intéresse au plus haut point l'écologiste à cause de sa relation avec la transpiration des plantes.

Les mesures directes de l'évaporation semblent à première vue avoir une plus grande valeur écologique. En réalité, les valeurs fournies par les évaporomètres sont peu précises en raison de la difficulté ou de l'impossibilité de comparer les résultats obtenus non seulement par des appareils différents mais aussi par le même appareil dans des conditions différentes (Richards 1952, p. 167).

Nous avons groupé dans un seul diagramme appelé *hytergraphe* (Evans *in* Richards 1952, p. 169) (fig. 1 à 6) les valeurs horaires de la température et de l'humidité relative pendant une journée. De cette façon, on obtient une vue d'ensemble des variations journalières, non seulement de la température et de l'humidité relative, mais aussi du déficit de saturation (de) et de la tension de vapeur (e) exprimés en millibars. Les figures ainsi établies permettent de comparer facilement les différentes stations.

Au cours de la succession, les polygones se regroupent nettement vers le haut de l'abaque. L'abaissement progressif du maximum de déficit de saturation en est la cause. Il passe de près de 20 millibars à découvert, à une dizaine de millibars en jachère. Il se stabilise finalement vers moins de 2 millibars sous forêt climax.

La tension de vapeur est généralement plus elevée sous forêt qu'en plein découvert : elle oscille entre 25 et 30 millibars.

L'évolution du couvert forestier au cours de la succession se marque très bien dans la variation du rapport suivant :

$$\frac{\Delta e \text{ max. station}}{\Delta e \text{ max. référence}} \cdot 100 \ \%$$

Jachère	60,5 %
Forêt secondaire jeune	40,5 %
Forêt secondaire vieille	27,0 %
Forêt semicaducifoliée	20,5 %
Forêt à *Brachystegia*	12,3 %
Forêt à *Gilbertiodendron*	9,1 %

Fig. 1. — Jachère jeune.

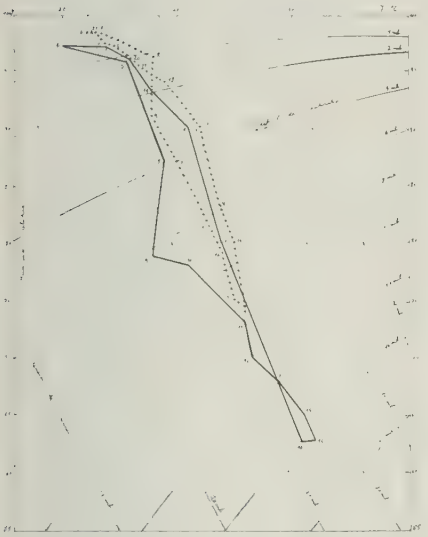


Fig. 2. — Forêt secondaire jeune.

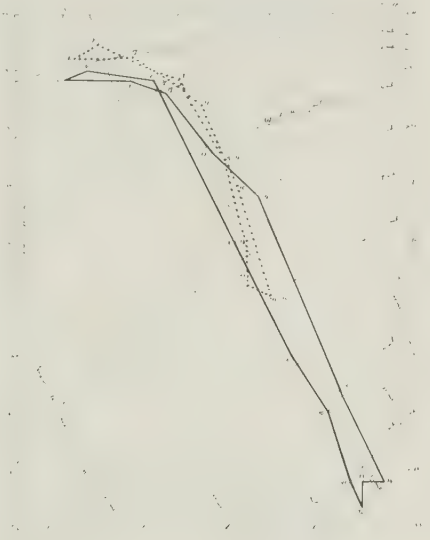


Fig. 3. Forêt secondaire vieille.

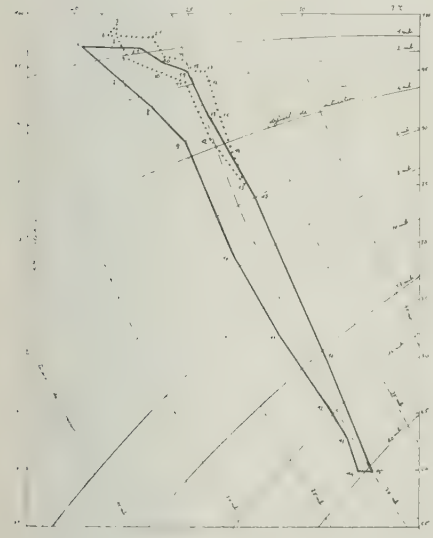


Fig. 4. — Forêt à *Scorodophloeus*.

station

référence

Fig. 5. — Forêt à *Brachystegia.*

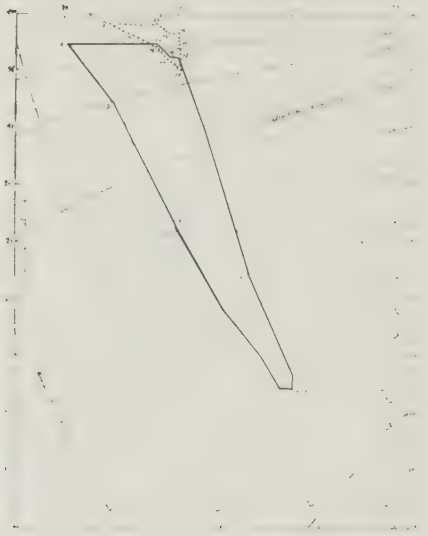


Fig. 6. — *Forêt à Gilbertiodendron.*

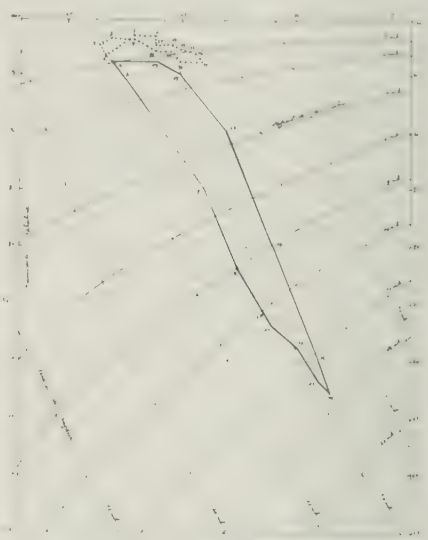
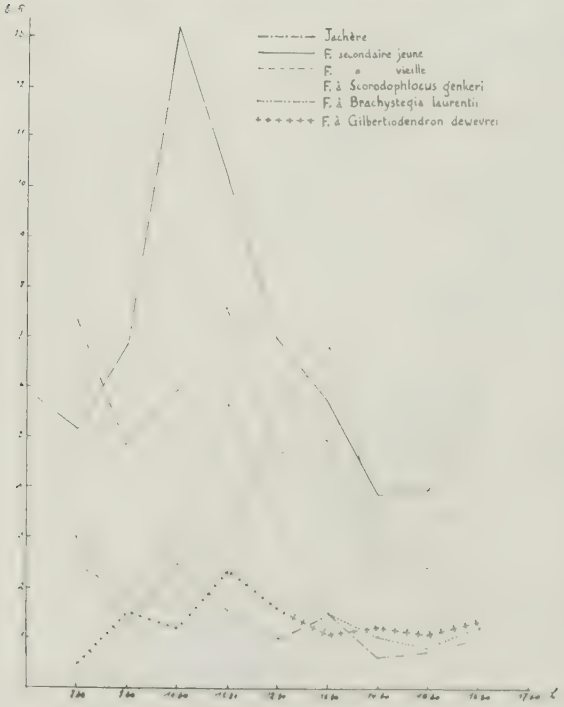


Fig. 7. Marche journalière de l'éclairement relatif.



3. Pouvoir évaporant.

Les périodes d'observation étant courtes et tenant compte des remarques faites par Richards sur les évaporomètres, nous ne retiendrons que les valeurs relatives moyennes de chaque station.

$$\frac{E'\ 10 + E'\ 50 + E'\ 150}{E\ 10 + E\ 50 + E\ 150} \cdot 100\ \%$$

E 10 = Pouvoir évaporant à la station de référence, hauteur 10 cm.
E' = Pouvoir évaporant à la station étudiée.

On obtient les valeurs suivantes :

Jachère	22,3 %	
Forêt secondaire jeune	14,2 %	
» » vieille	7,0 %	
» semicaducifoliée	11,6 %	(irrégularité due à une période plus sèche ?).
» à *Brachystegia*	7,2 %	
» à *Gilbertiodendron*	7,0 %	

L'évolution vers un groupement forestier en équilibre se marque d'une façon moins nuancée que par le déficit de saturation. Seules les formations jeunes (Jj et Sj) montrent une nette variation, mais dès que les cinq strates du couvert forestier sont rétablies, les différences ne sont plus perceptibles.

5. Eclairement relatif.

La figure 7 illustre la marche journalière de l'éclairement relatif dans les différentes stations.

Les mesures au hasard englobent des taches de soleil. Carter (*in* Richards 1952, p. 176) estime que la proportion de sol éclairé par les taches de soleil en forêt dense de Guinée anglaise est de 0,5 à 2,5 %. Nos observations rejoignent les conclusions de cet auteur sauf pour la forêt secondaire jeune où les taches de soleil interviennent pour une grande part dans les valeurs de l'éclairement relatif pendant les 1 à 5 heures du milieu de la journée ; elles provoquent d'ailleurs une marche plus irrégulière de l'éclairement relatif pendant cette période (cf. fig. 7).

L'éclairement relatif passe par deux minima au cours de la journée, le premier vers 9 h. 30 et le second vers 14 h. 30. A ces heures, l'éclairement extérieur est déjà ou est encore très élevé, mais les rayons du soleil sont obliques ; ils percent difficilement le dôme de la forêt et n'atteignent plus guère le sol. Le jour se lève donc beaucoup plus tard et la nuit tombe beaucoup plus tôt en forêt qu'en terrain découvert. Ces observations concordent avec celles de Pichel et Bernard (1948, pp. 841-843), Germain et Évrard (1956, p. 79) et Gérard (1959). Ce phénomène doit avoir une incidence sur le photopériodisme des végétaux des strates inférieures ; on peut ainsi

concevoir l'existence de plantes « à jours très courts » dans les strates inférieures des forêts équatoriales.

La moyenne journalière de l'éclairement relatif caractérise bien l'évolution de la recolonisation forestière.

Jachère	4,96 %
Forêt secondaire jeune	6,76 %
» » vieille	3,29 %
» semicaducifoliée	2,22 %
» à *Brachystegia*	1,45 %
» à *Gilbertiodendron*	1,31 %

La valeur est relativement faible en jachère ; le massif dense et bas du recru semble en être la cause. Par la suite, le couvert se relève et s'éclaircit naturellement en forêt secondaire jeune. Finalement, le développement des cinq strates et l'augmentation de leur densité entraînent une baisse lente et progressive de l'éclairement relatif.

La valeur de l'éclairement au niveau du sol est, dans tous les groupements étudiés, égale à environ la moitié de la valeur observée à 1,20 m.

Conclusions

Sur la base de nos observations, l'évolution écoclimatologique se marque dès la jachère par une stabilisation des températures dans et au voisinage du sol (23°C). Par contre, le déficit de saturation, le pouvoir évaporant et l'éclairement relatif continuent à diminuer jusqu'aux groupements climax.

Le microclimat évolue donc parallèlement au couvert végétal et atteint finalement un état d'équilibre : au *phytoclimax* correspond ce qu'on pourrait appeler le « *microclimatclimax* ».

IIIe Partie

ÉTUDE PÉDOLOGIQUE

Chapitre I. — PLAN D'ÉTUDE ET D'ÉCHANTILLONNAGE

Dans chaque station étudiée aux chapitres précédents, quatre profils ont été creusés : deux grands (1,50 m de profondeur) et deux plus petits (0,75 m). La végétation aux environs immédiats de chaque profil a été notée. Pour chaque grand profil, la profondeur du « peptisé » a été déterminée suivant la méthode de D'Hoore et Fripiat (1948, p. 19).

Parallèlement, chaque profil était soumis à un examen morphologique détaillé. De cette façon, divers horizons ont pu être délimités. Ils correspondent aux horizons observés par Manil (1953) à Yangambi ; aussi les mêmes sigles ont-ils été adoptés (H_1, H_2,..., H_8). Les profondeurs ont été notées en fonction de l'allure générale visible sur chaque face du profil. Les échantillons ont été prélevés avec le plus grand soin et sur une même verticale.

Dans chaque station, la couverture morte (horizon Ao) a été récoltée intégralement sur quatre surfaces de 0, 5m² chacune. Le poids sec à l'étuve a été déterminé et rapporté à l'hectare.

Chapitre II. OBSERVATIONS MACROMORPHOLOGIQUES (*)

A. — **Profil forestier type**

(Défini sur la base de la forêt semicaducifoliée)

1) Horizons holorganiques (Ao).

La litière (L) est peu importante et couvre mal le sol car elle est rapidement décomposée. La couche de fermentation (F) est relativement plus importante et atteint parfois plusieurs cm d'épaisseur. Elle est composée de débris organiques plus ou moins pulvérisés et comporte un grand nombre de débris coprogènes, indice d'une faune abondante (blattes, myriapodes, collemboles, acariens, vers de terre de petite taille, fourmis, termites colonisant les débris ligneux et y introduisant de la matière minérale, larves d'insectes, etc.). Cette couche est colonisée par un feutrage radiculaire abondamment mycorhizé.

La couche d'humification (H) est rarement observable sauf sous *Gilbertiodendron* où elle constitue par place de minces dépôts de débris organiques ayant l'aspect de tabac fin. D'ailleurs, sous cette espèce persiste une couche L importante et continue, composée de feuilles circuses empilées les unes sur les autres et feutrées de filaments mycéliens.

(*) L'ensemble de ces observations détaillées est consigné dans l'addendum des travaux de Gennart-Nanson (1959, inédit). Nous n'en donnons ici que les traits généraux.

2) Horizons hémorganiques (A_1).

H_1 Cet horizon correspond à un feutrage de racines horizontales se laissant aisément décaper avec l'horizon sus-jacent (première strate radiculaire). La faune et les débris coprogènes y sont très abondants. De texture très sableuse, sa structure grumeleuse fine mal développée ne l'empêche pas de tomber en poussière par dessication. Les grains de sable sont souvent blanchis (acides fulviques?). Des remontées argileuses jaunâtres ne sont pas rares (termites). L'épaisseur varie de 1 à 2 cm. La teinte est de 7,5 YR 2/2 (Munsell).

H_2 Il est morphologiquement assez semblable au H_1, cependant il ne se laisse pas décaper avec lui et il a une teinte plus claire. Les racines qui le colonisent sont moins nombreuses et plus obliques. Les débris coprogènes y sont moins nombreux. Epaisseur : 1 à 2 cm.

H_3 Cet horizon paraît dominé par l'action des termites qui y développent alvéoles et couloirs. Sa structure termitogène est granulaire, moyenne et souvent bien développée. De petites poches de sable grossier et blanchi sont fréquentes. L'épaisseur varie de 4 à 8 cm. 7,5 YR 2/2.

Remarque. — Les horizons $H_1 + H_2 + H_3$ correspondent au A_{11} de la nomenclature classique.

$H_4(A_{12})$. Il est caractérisé par une teinte hétérogène résultant d'une distribution irrégulière de l'humus. De fines traînées de sable fin blanchi ayant flué dans les couloirs des termites ne sont pas rares. La structure granulaire est plus grossière et moins bien développée qu'en H_3. Épaisseur de 4 à 12 cm. 7,5 YR 4/4.

3) Horizons minéraux.

H_5 (A_3) La limite supérieure est diffuse ; on y rencontre encore quelques traînées humifères. Cet horizon est beaucoup plus compact que les horizons sus-jacents et les racines sont plus grosses et moins nombreuses. A partir de cet horizon jusqu'au fond du profil, on observe de nombreux petits pertuis fauniques ($0,5 < \varnothing < 1$ mm), plus ou moins verticaux et pouvant atteindre une fréquence de 5/cm². L'épaisseur varie de 10 à 30 cm. 7,5 YR 5/6.

H_6 (B) Il s'agit d'un horizon B structural. Il est mécaniquement le plus compact avec une structure polyédrique subangulaire grossière moyennement développée. Les racines y constituent souvent une troisième strate radiculaire qui départage cet horizon en deux subdivisions H_{61} et H_{62} et coïncide fréquemment avec la limite inférieure de l'horizon peptisé (voir test).

Quelques poches de 5 à 10 cm de diamètre, plus friables et à structure grumeleuse fine bien développée, sont colonisées par des radicelles. Il s'agit probablement d'anciennes racines décomposées. Épaisseur de 30 à 40 cm. 7,5 YR 5/6.

H_7 Horizon de transition avec limites diffuses (B_3). Sa structure devient granulaire et mal développée. Épaisseur de 20 à 30 cm. 7,5 YR 5/6 à 5/8.

4) Roche-mère pédologique.

H_8 (C) très friable, meuble, structure à tendance granulaire fine. 7,5 YR 5/8.

B. Le test peptisé floculé (d'Hoore et Fripiat, 1948)

Le test s'effectue sur des échantillons prélevés de 5 en 5 cm sur la face d'un profil fraîchement creusé. On utilise de grands tubes à essai contenant un cm^3 de réactif (80 % d'alcool méthylique pour 20 % de tétrachlorure de carbone). Une prise de terre de 2 à 5 gr est ajoutée et mélangée avec le réactif pendant une minute ; on introduit 50 cm^3 d'eau distillée et on agite fortement. Après une minute de repos, on observe la dispersion.

La cause majeure des variations de l'état de dispersion réside dans l'action de la végétation sur le sol : chaque radicelle et chaque amas de litière constituent un centre de peptisation. On conçoit par conséquent, que des types de végétation différents puissent avoir une action peptisante différente et que inversément la mesure de cette action puisse, entre certaines limites, caractériser le type de végétation. D'ailleurs, MANIL, (1953) comparant les observations morphologiques et les résultats des analyses physico-chimiques du sol d'une part, à la profondeur de l'horizon peptisé d'autre part, a montré que cette profondeur permettait de caractériser le *Solum biodynamique*, c'est-à-dire le solum biologiquement actif.

Dans chaque profil, nous observons de même un horizon continu de peptisation reposant sur un horizon de floculation. La limite entre ces deux zones correspond généralement à la base du H_{61}, et sous forêt, à la troisième strate radiculaire.

La profondeur de l'horizon peptisé est la plus grande sous jachère (80 cm) ; elle passe par un minimum sous forêt secondaire jeune (40 cm), puis se stabilise vers 50 cm dans les groupements adultes. Sous *Gilbertiodendron*, elle atteint à peine 40 cm. Ces observations sont identiques à celles de l'auteur précité.

C. — Biodynamique du sol au cours de la succession

JACHÈRE JEUNE (Jj).

La litière (L) et la couche de fermentation (F) sont sporadiques, le lacis radiculaire, lâche et peu mycorhizé, ne s'y développe guère. Les mycéliums visibles sont peu abondants ; la faune qui est largement répartie dans tous les horizons est à base de termites, vers, myriapodes, etc.

Dans les horizons H_4-H_5 (de 10 à 25 cm de profondeur), on observe la présence généralisée de taches ferrugineuses et même de concrétions qui se forment le long de pertuis radiculaires désaffectés. La dénudation et le tassement du sol consécutif à la mise en culture semblent contribuer à la mise en marche de processus de ségrégation du fer qui, sous un climat à saison sèche un tant soit peu plus marquée, pourraient probablement aboutir à des phénomènes de latéritisation.

L'horizon (B) structural (H_6) est relativement très compact ; sa structure polyédrique subangulaire est bien développée (*). Les patines (coatings) argilo-humiques sont tout à fait caractéristiques. D'anciennes racines détruites par les termites forment de nombreuses poches humifères colonisées par des radicelles.

Enfin, l'épaisseur des horizons de jachère est plus grande que celle des horizons forestiers correspondants ; les limites sont très diffuses et la couleur est plus grise. Les profils de jachère trahissent donc une physiologie plus profonde. L'humification rappelle, par ses caractères morphologiques, le type *mull* des régions tempérées.

Forêt secondaire jeune (Sj).

La litière (L) est encore sporadique ; par contre, la couche F devient continue. Un lacis radiculaire nettement plus dense s'étend dans le H_1 et pousse de fortes irradiations dans le F. Les mycorhizes visibles à l'œil ne sont cependant guère plus abondantes. Par contre, on note la présence de nodosités radiculaires, dont certaines sur *Desmodium adscendens* sont effectives. Ce stade pourrait donc avoir une certaine importance dans la reconstitution des réserves azotées du sol.

D'une façon générale, le profil présente encore de nombreuses analogies avec celui de la Jj (diffusion de l'humus, structure) ; il s'en distingue cependant par une remontée très nette de tous les horizons et spécialement de la zone du peptisé, qui caractérise le solum biodynamique.

Forêt secondaire vieille (Sv).

La transition entre la Forêt secondaire jeune et celle-ci est brutale. Il en est d'ailleurs de même au point de vue végétation et microclimat, comme nous l'avons signalé précédemment.

Les couches L et F sont bien développées, la dernière est colonisée par un feutrage radiculaire dense bien mycorhizé qui adhère avec le H_1. Les myceliums et les débris coprogènes sont abondants ; les horizons sont plus minces et mieux tranchés. Le H_3 forestier (termitogène) est restauré. Le H_6 (B) ne comporte que de rares poches humifères ; il est plus compact et les patines sont en voie de disparition. Les trois strates radiculaires initiales sont restaurées.

Forêt semicaducifoliée (F).

L'enracinement se concentre en surface en un lacis radiculaire très dense et abondamment mycorhizé. Le profil forestier typique est pratiquement

(*) En jachère jeune, par suite d'un pédoclimat excessif, l'horizon H_6 (B_2) peut subir des actions de retrait et de gonflement successifs favorables à la migration où à l'orientation des colloïdes sur les faces structurales.

restauré. Le profondeur du peptisé est de 50 cm. Les horizons sont nets et concentrés en surface. Le type d'humification rappelle morphologiquement le *moder* des régions tempérées.

Forêt à *Brachystegia* (B).

Ce groupement théoriquement climax a subi en réalité des remaniements dans notre station.

Il en résulte certains caractères trahissant une physiologie plus profonde que celle du profil forestier type : peptisé à 55 cm, couche L et F moins bien fournies, apparemment moins de mycorhizes sur le lacis radiculaire qui pénètre à peine dans l'horizon F, limites d'horizons moins nettes.

Forêt à *Gilbertiodendron* (G).

Les couches L et F ont une importance considérable (10 cm d'épaisseur et 25 T en poids sec/ha) ; elles sont envahies par un feutrage radiculaire dense et fortement mycorhizé. Le système radiculaire est nettement plus superficiel. Les mycéliums sont abondants. La faune est caractérisée par de nombreux acariens et collemboles visibles à l'œil nu ou à la loupe. Les limites entre horizons sont nettes ; l'humus diffuse peu et les horizons sont fortement remontés de même que le peptisé : 40 cm (*).

Conclusion.

Un profil à biodynamique profonde (enracinement, pédofaune, Ao peu important), fait place à un profil dans lequel toutes les activités biologiques sont ramenées et concentrées en surface. Ce phénomène a comme caractéristique principale la colonisation de la couche F par un feutrage radiculaire dense et abondamment mycorhizé, indice d'un cycle des éléments biogènes plus superficiel.

La profondeur de la zone peptisée qui est une mesure de l'épaisseur du *solum biodynamique* subit parallèlement une pulsation vers le haut au cours de la succession.

La morphologie « *mulloïde* » des sols de jachères a donc tendance à céder le pas à la morphologie « *modéroïde* » des sols de forêts primaires.

(*) Considérant l'action peptisante de la matière organique en décomposition et l'épaisseur de l'horizon Ao, on aurait pu s'attendre à l'occurence d'un horizon peptisé épais. On voit qu'il n'en est rien. Il est donc permis de penser que ce sont bien plus les actions du système radiculaire que celles de la litière, qui déterminent la profondeur du peptisé et du solum biodynamique correspondant.

Chapitre III. OBSERVATIONS MICROMORPHOLOGIQUES (*)

L'étude porte tout d'abord sur certains aspects pédogénétiques concernant la fraction sableuse (squelette) et la fraction colloïdale (plasma). Elle envisage ensuite l'aspect biodynamique.

Les observations ont été effectuées au moyen de lames minces préparées suivant la technique de Kubiena (**). Elles ont été complétées par l'examen d'échantillons au technoscope.

A. — Le squelette

1) Les minéraux autres que le quartz.

Ils sont très rares et pratiquement inaltérables. La réserve du sol en éléments nutritifs est donc presque nulle. Sous forêt primaire, les éléments biogènes circulent essentiellement à l'intérieur d'un cycle fermé sol-végétation dans lequel les pertes comme les apports sont minimes.

2) Le quartz.

On peut classer les grains de quartz en deux grands groupes.

a) *Grains avec incrustation d'oxyde de fer.* De très nombreux grains montrent des incrustations d'oxydes de fer allant du rouge au noir et disposées en réseau suivant deux ou plusieurs directions privilégiées. Il semble que ces grains proviennent du démantellement de formations latéritiques préexistantes (Kubiena).

D'autres grains de quartz ont une allure scoriacée. Ils pourraient provenir d'une silicification contemporaine à la latéritisation.

b) *Grains sans incrustation.* Ils peuvent, soit n'être jamais entrés dans des phénomènes de latéritisation, soit être complètement débarrassés de leurs incrustations au cours d'une longue période de remaniements fluviatiles, lacustres ou éoliens. Les particules les plus volumineuses sont fortement polies. Les grains les plus petits (20 à 100 μ) sont anguleux et prennent une allure en esquille. Leur origine est sans doute plus récente (éclats, esquilles), et du fait de leurs faibles dimensions, ils se seraient polis moins facilement au cours de leur transport. Ce sont ces grains qui sont ingérés par la pédofaune et se retrouvent dans leurs débris coprogènes.

(*) Le travail relatif aux lames minces a pu être réalisé grâce à un subside de l'Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge, auquel nous tenons à exprimer nos vifs remerciements.

(**) Les lames minces ont été préparées par Monsieur l'Ingénieur M. Kurbanovic.

B. — **Le plasma**

Les grains de quartz sont généralement recouverts de patines argileuses peptisées d'une épaisseur moyenne de 30 μ. Dans les horizons hémorganiques (A_{11}), les coatings ont parfois été enlevés par un lessivage dû aux acidoïdes organiques.

Dans les horizons H_1 et H_2, la matière organique détermine une fine architecture structurale avec une macroporosité importante. Le plasma n'est représenté qu'aux points de contact des grains de sable ; il est à l'état finement floculé.

Avec la profondeur, le plasma remplit mieux les interstices entre les grains et devient plus argileux. Il est à l'état peptisé avec cependant quelques plages floculées dans l'horizon H_3. La peptisation s'accentue avec la profondeur jusqu'au H_6 (horizon (B_2)). L'horizon H_7 a une allure moins peptisée.

Le plasma n'a jamais montré de biréfringence en lumière polarisée. Il n'y a donc, semble-t-il, pas de flux d'argile caractérisé. Ce fait est confirmé par l'absence de B texturaux proprement dits.

C. — **Biodynamique**

On observe trois stades d'évolution dans la décomposition des débris végétaux par la pédofaune et la microflore.

— *état frais* : teinte claire, contours nets ; cellulose biréfringente en lumière polarisée. La pédofaune ne s'est pas encore manifestée.

— *faible décomposition* : contours assez diffus, teinte rougeâtre ; peu ou pas de cellulose biréfringente (nervures seulement). Une partie de la matière organique fraîche a subi l'action de la pédofaune. Des débris coprogènes sont présents.

forte décomposition : Aspect noirâtre, contours diffus, plus de cellulose biréfringente. Il s'agit ici de matière organique de néosynthèse (humus) qui est passée par le tube digestif de la pédofaune et a subi une altération microbienne postérieure (débris coprogènes plus ou moins évolués).

Les grumeaux coprogènes sont de deux types.

a) *Grumeaux de forte taille* (1,5 mm de diamètre). Ils proviennent de vers musculeux ou d'autres représentants volumineux de la faune. Ils contiennent de nombreux grains de quartz atteignant une longueur maximum de 150 μ. Il y a donc une sélection granulométrique très nette à l'intérieur de ces grumeaux. Les grains de quartz ont souvent une allure esquilleuse et sont orientés tangentiellement. Le plasma de ces grumeaux est toujours peptisé. A l'état frais, les contours des grumeaux sont bien nets. Par la suite, les grumeaux se désagrègent et peuvent se souder entre

eux pour former des plages plus riches en argile et en sable fin. L'action de la pédofaune entraîne donc une hétérogénéité granulométrique à l'échelle du centimètre et entretient une plus grande homogénéité à l'échelle du profil (action de brassage). A l'intérieur de ces grumeaux, la matière organique est intimement mélangée à la matière minérale et particulièrement au sable fin. L'humification se fait donc suivant un type semblable au *mull*. Ces grumeaux volumineux sont particulièrement abondants dans les premiers stades (jachère). A première vue, leur fréquence diminue au cours de la succession, sans toutefois devenir nulle dans les stades climax.

b) *Grumeaux fins* (de 50 à 75 μ). Ils proviennent sans doute principalement d'acariens ou de collemboles. Ils ne contiennent que très rarement de petits grains de quartz qui atteignent une longueur maximum de 20 μ. Se rencontrant par petits groupes, ils se désagrègent progressivement et se fondent en masses fluantes et diffuses de teinte foncée. Ces caractéristiques rappellent le type d'humification *moder* des régions tempérées. Déjà présents en jachère, ces grumeaux deviennent de plus en plus fréquents avec la succession. Sous forêt primaire, ils déterminent vraiment le mode d'humification.

Les grumeaux coprogènes se trouvent en majorité dans les horizons $H_{1\text{-}2\text{-}3}$ (A_{11}). Sous jachère, on les rencontre cependant plus fréquement en profondeur que sous forêt primaire.

Les termites ont une place de choix parmi les représentants de la pédofaune. Ils interviennent dans toutes les transformations de la matière organique, aussi bien en jachère qu'en forêt climax.

Leur action s'accompagne d'un travail de brassage de la matière organique, du squelette et du plasma. Ils extrayent de l'argile et du sable fin ($\phi < 150\ \mu$) des horizons inférieurs et les déposent dans les horizons superficiels (traînées jaunes), tandis qu'ils emportent de la matière organique en profondeur.

Les termitières épigées actuelles ont une granulométrie particulière. Les fractions inférieures à 150 μ sont très bien représentées : ce sont celles qui sont passées par le tube digestif des termites (argile, limon, quartz esquilleux). Au seuil de 150 μ s'opère une certaine discontinuité dans l'échelle granulométrique : ne sont bien représentés que de gros grains de sable de 700 à 1500 μ dispersés dans la masse ; ces grains ont été sans doute transportés par les termites, mais ne sont pas passés par leur tube digestif. Le plasma de la termitière est entièrement peptisé.

La pédofaune se manifeste aussi par de nombreux pertuis. Ceux-ci présentent toujours la même structure ; on observe, de l'intérieur à l'extérieur, une couche d'argile peptisée, une zone de petits grains de quartz, enfin, du sable grossier. Lorsque ces pertuis sont désaffectés, ils se col-

matent : des pans de paroi s'effondrent et les eaux de percolation déposent du sable fin en traînées verticales.

En résumé, les termites jouent un rôle important dans tous les groupements. Cependant, au cours de la succession, la pédofaune passe du type fouisseur, avec une certaine proportion de vers musculeux (plus grande richesse en base de la jachère ?) au type acarien-collembole. Les grumeaux coprogènes diminuent en diamètre et se concentrent en surface. La matière organique est par conséquent moins bien mélangée avec la matière minérale et l'humification passe d'un type « *mulloïde* » à un type « *moderoïde* ».

Chapitre IV. — EXAMEN DES RÉSULTATS D'ANALYSES

Remarque préliminaire. — Les résultats que nous avons obtenus sont trop peu nombreux pour nous permettre de tirer des conclusions statistiquement certaines. Nous nous contentons de dégager quelques tendances qui apparaissent en première approximation.

A. — La texture

L'analyse granulométrique a été effectuée suivant la technique de sédimentation discontinue proposée par Groegaert et Kuczarow (1954, p. 145).

Les sols inventoriés contiennent en moyenne : 25 % d'argile (0-2μ), moins de 1 % de limon (2-20μ), 12 % de sable fin (20-200μ), et 33 % de sable grossier (200-2000 μ). Dans le diagramme triangulaire de Focan (1948, p. 101), ils se situent donc entre les « sables fins argileux » et les « sols sablo-argileux ». Comme il était prévu, la station secondaire jeune (Sj) est plus argileuse (30 %).

Au cours de la succession, les variations dans la composition texturale ne sont guère perceptibles. Les profils sous jachère, cependant, sont les plus pauvres en argile à environ 10 cm de profondeur, tandis qu'ils sont les plus riches vers 70-80 cm (horizon B légèrement textural). Il est possible que les quelques années de culture, en détruisant une partie des complexes organo-minéraux préexistants, aient entraîné la libération d'argile qui aurait illuvionné en B.

Au cours des stades suivants, il semble que le profil se soit de nouveau homogénéisé sous l'action de la pédofaune et en particulier des termites.

Le profil granulométrique est caractérisé, en général, à mesure que la profondeur diminue, par une augmentation de la teneur en limon (Max : 2 %) et en sable fin, parallèle à une décroissance de la teneur en argile.

Sous la forêt adulte cependant, la teneur en argile augmente légèrement aux environs de la surface. Des faits analogues ont été observés par Manil

(1953). Il semble que les termites en soient à l'origine. Leurs constructions épigées (termitières-champignons) sont en effet riches en argile et en limon ainsi que l'attestent les chiffres suivants (en %) que nous avons obtenus :

	argile	limon	sable fin	sable grossier
Termitières :	35,2	9,8	37,4	17,6
Substrat (C) :	24,4	0,5	47,6	27,4
Horizon A_{11}	7,5	0,9	54,6	31,1

Le démantèlement des termitières au cours des temps entraînerait donc une légère accumulation d'argile et de limon dans la partie supérieure du A_{11} (H_{1-2}).

Cette observation doit être rapprochée de celle faite sous savanne par DE HEINZELIN (1954) et concernant l'origine de la stoneline. En région de savanne, ce phénomène est identique mais beaucoup mieux marqué à cause de la masse plus grande des termitières. Sous forêt, un profilage et un échantillonnage très minutieux sont nécessaires pour le faire apparaître.

La génèse du profil granulométrique semble donc dominée par deux actions antagonistes : d'une part, le lessivage des particules fines et d'autre part, l'action de rebrassage par la pédofaune qui a tendance à ramener de l'argile, du limon, et du sable fin en surface. L'argile et le limon ont de nouveau tendance à être repris par les processus de lessivage tandis que le sable fin a tendance à augmenter proportionnellement en surface.

B. — L'acidité

1) LE PH.

a) *Méthode.*

Le pH a été déterminé au moyen du titriscope METROHM à électrode en verre, dans une solution de rapport eau/sol égal à 2,5/1, après contact de 24 h. Pour les litières, ce rapport a été porté à 5/1. L'erreur de lecture effective est estimée à $\pm$ 0,03 unité de pH.

b) *Résultats.*

Ils sont condensés dans le tableau sommaire suivant (Tabl. IV) :

On constate tout d'abord que les valeurs de pH sont dans leur ensemble relativement basses ; elles oscillent autour de 4,6. Cette valeur est cependant normale pour les sols forestiers équatoriaux.

D'autre part, pour des horizons holo- et hémorganiques homologues, on peut admettre que, grosso-modo, le pH diminue au cours de la succession, et ce, d'autant plus nettement que l'horizon considéré est plus superficiel.

Cependant, au cours de cette diminution globale, les valeurs du pH passent par un minimum sous forêt secondaire vieille (Sv) puis augmentent à nouveau légèrement jusque la forêt à *Brachystegia* (B) (*).

Enfin sous forêt à *Gilbertiodendron* (paraclimax), l'acidité est nettement plus accentuée.

TABLEAU IV

Horizons	Stations					
	Jj	Sj	Sv	F	B	G
L + F	6,72	6,10	5,42	5,51	5,30	4,68
H_1+H_2	5,64	4,81	4,05	4,20	4,29	3,93
H_3	4,47?	4,56	4,02	4,28	4,40	4,07
H_4	4,55	4,52	4,17	4,30	4,44	4,20
H_5	4,53	4,49	4,42	4,48	4,46	4,34
H_6	4,62	4,56	4,68	4,53	4,76	4,42
H_7	4,76	4,55	4,77	4,54	4,80	4,41
H_8	4,61	4,55	4,63	4,59	4,90	4,59

La mise en graphique, pour tous les profils étudiés, des valeurs du pH en fonction de la profondeur, a mis en évidence deux types caractéristiques :

1°) *Les profils sous jachère jeune et jeune forêt secondaire* (Jj-Sj). Le pH élevé des horizons superficiels (6,5 à 7,5) diminue progressivement jusqu'au bas du A_{11} (H_4) où il atteint des valeurs proches de 4,8 qui se maintiennent plus ou moins sur toute la profondeur.

2°) *Les profils forestiers* (Sv, F, B, G : forêts dont les cinq strates sont restaurées ; hauteur supérieure à 25 m). Ils sont caractérisés par des valeurs de pH plus faibles. Le maximum se trouve encore dans les horizons L et F (5,0 à 6,0) mais il est suivi brusquement par des valeurs très basses en H_{1-2} (minimum proche de 4,0) qui donnent à la courbe une allure caractéristique en « *forme de bec* ». Le pH se relève ensuite progressivement pour se stabiliser plus ou moins autour de la valeur 4,5.

(*) On observe une allure correspondante dans les chiffres du Carbone, Azote et C/N.

La figure 8 donne un exemple type. Tous les intermédiaires se retrouvent au cours de la succession.

Cette acidification poussée des horizons H_{1-2} (se trouvant immédiatement sous la litière) peut avoir pour origine un prélèvement intense de

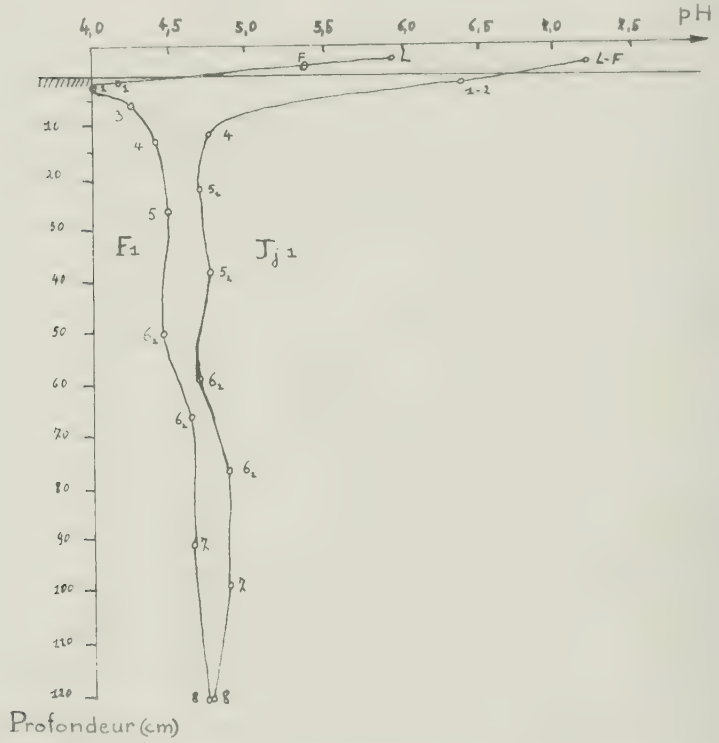


FIG. 8. — Valeurs du pH en fonction de la profondeur, sous Jachère jeune (Jj_1) et sous Forêt semicaducifoliée (F_1).

bases nutritives et la production de produits acides et acidoïdes résultant d'intenses activités biologiques.

Il est possible que cette acidité maximum sous la couverture morte joue un rôle non négligeable dans les phénomènes de régénération des essences forestières. Dans cette alternative, ce facteur défavorable pourrait être éliminé par un travail du sol, même léger.

2) HYDROGÈNE ÉCHANGEABLE.

a) *Méthode.* — L'hydrogène échangeable a été déterminé par la méthode de MEHLICH : percolation par une solution de $BaCl_2$ - triéthanolamine tamponnée à pH 8,1 et titration du percolat par l'acide chlorhydrique 0,01

N jusque pH 5,1. Les analyses ont été limitées aux échantillons provenant des jachère jeune, forêt secondaire jeune et forêt semicaducifoliée.

TABLEAU V

Hydrogène échangeable en mé / 100 g. (valeurs moyennes)

	Jj	Sj	F
H1-2	2,0	6,1	8,0
H3	2,1	3,2	2,3
H1	2,0	3,3	2,2

b) *Résultats.* — Si on tient compte de la teneur en argile plus élevée de la station Sj, on constate que la teneur en hydrogène échangeable varie généralement dans un sens analogue aux valeurs du pH, c'est-à-dire qu'elle augmente au cours de la succession d'une façon d'autant plus nette que les horizons sont plus superficiels.

3) CONCLUSIONS.

a) La progression de la succession végétale correspond à une acidification du profil, d'autant plus importante que les horizons sont plus superficiels.

Le profil de pH des jachères, d'allure plus ou moins régulière, fait progressivement place au profil forestier caractérisé par une allure en *forme de bec* typique.

b) Le profil sous forêt à *Gilbertiodendron* est plus acide que ceux situés sous les autres forêts à caractère primaire (F et B).

c) Ces premières considérations justifient la valeur de l'examen morphologique détaillé et des subdivisions adoptées dans l'étude du profil forestier ; elles mettent déjà en évidence le rôle déterminant joué par les horizons de surface (15 cm) dans l'économie de la biocénose forestière.

C. — Les cations échangeables

1) MÉTHODE.

Les cations échangeables ont été déterminés après extraction par une solution d'acétate ammonique à pH 6,6. Le magnésium a été dosé par voie colorimétrique ; le calcium, le potassium et le sodium au moyen du spectrophotomètre à flamme. Les analyses concernent les profils de jachère, forêt secondaire jeune et forêt semicaducifoliée,

2) RÉSULTATS.

a) *Le calcium.*

Dans les horizons profonds, sa teneur varie peu : elle passe d'une moyenne de 0,20 mé/100 g sous jachère à 0,15 sous forêt semicaducifoliée.

A mesure qu'on remonte vers la surface, la valeur augmente. Sous jachère, elle dépasse 0,80 mé dès 30 cm de profondeur (H_{51}) et atteint un maximum de 2 à 3 mé en H_1. Sous forêt semicaducifoliée, le seuil de 0,80 mé est reporté en H_1 et, en outre, il constitue le maximum. Sous forêt secondaire jeune, les chiffres sont intermédiaires.

La teneur en calcium décroît donc très nettement au cours de la succession. Les chiffres traduits en Kg/ha sont encore plus éloquents (cf. Tableau VI). Il semble que le calcium libéré par l'incinération (environ 350 kg/ha selon LAUDELOUT, 1954) est, après une phase de lessivage (*Solum biodynamique* profond), progressivement récupéré par le système radiculaire et réintégré dans la masse végétale. La plus grande partie y est à nouveau immobilisée ; l'autre circule dans un circuit fermé qui effleure à peine le sol (H_{1-2} seulement).

b) *Le Magnésium.*

La teneur varie généralement entre 0,20 à 0,40 mé %. Le magnésium est réparti d'une façon assez homogène sur toute l'épaisseur du profil. On observe cependant un léger enrichissement dans les horizons tout à fait superficiels (H_{1-2} : 0,50 mé). Au cours de la succession, il semble que la

TABLEAU VI

Eléments minéraux en kg/Ha. sur environ 15 cm de profondeur (horizons $H_{1+2+3+4}$)

Stations	Profils	Ca	Mg	K	Na
Jachère jeune	Jj_1	324	52	98	54
	Jj_2	176	48	105	50
	moy.	250	50	102	52
Forêt secondaire jeune	Sj_1	144	43	133	50
	Sj_2	166	84	112	50
	Sj_3	187	65	119	50
	moy.	166	64	121	50
Forêt semicaducifoliée	F_1	79	99	126	50
	F_2	101	65	105	46
	moy.	90	82	115	48
Forêt (*)		45	27	180	

(*) *In* BARTHOLOMEW, MEYER et LAUDELOUT, 1953, p. 16.

teneur s'accroisse légèrement dans les horizons de surface (cf. tableau VI). Il est cependant difficile de dire s'il s'agit de l'effet de facteurs parasites ou de l'effet du facteur succession.

c) *Le potassium.*

Contrairement à celle du magnésium, la teneur en potassium diminue nettement avec la profondeur. Dans les horizons minéraux, elle est toujours inférieure à 0,10 mé/100 g. Dans l'horizon A_{11}, elle peut s'élever à 0,40 mé en H_1. Sur la base des chiffres obtenus, la succession ne semble avoir guère d'influence sur les teneurs en potassium.

d) *Le sodium.*

Les chiffres varient de 0,1 à 0,2 mé et diminuent avec la profondeur ; ils ne varient pratiquement pas au cours de la succession.

e) *L'équilibre cationique.*

Après abatage et incinération, l'équilibre cationique est caractérisé par une très nette dominance du calcium sur les autres éléments. Au cours de la succession, à mesure que le calcium est réintégré et immobilisé dans la masse végétale, le magnésium tend à devenir prédominant tandis que le potassium augmente relativement.

TABLEAU VII

Equilibre cationique Ca : Mg : K en % de la somme des équivalents (moyenne par station)

Stations	Nos observations à Befale	LANDELOUT, 1954 à Yangambi
Jachère jeune (Jj)		
a) horiz. sup.	79: 9:12	74:18: 8
b) moyenne	63:22:15	55:30:15
F. sec. jeune (Sj)	49:31:20	—
F. semicad. (F)	32:48:20	44:38:18

f) *Le taux de saturation du complexe sorbant* ($V = \frac{S}{T} 100\ \%$).

En surface (A_{11}), le taux de saturation diminue au cours de la succession. Sous jachère, il peut atteindre des valeurs de 80 % dans l'horizon H_1. Sous forêt semicaducifoliée, dans le même horizon, ce taux ne dépasse pas 20 %.

En profondeur, les variations sont irrégulières et les valeurs se situent généralement entre 25 et 35 %.

Le taux de saturation varie généralement dans le même sens que le pH. La corrélation entre ces deux caractéristiques est cependant plus apparente sous forêt adulte que dans les premiers stades secondaires.

D. — Les éléments organiques totaux

1) La couverture morte (Ao).

a) *Évolution au cours de la succession.*

Dans le tableau VIII, L exprime le poids sec en kg/Ha de la couverture morte dans chacune de nos stations ; A est l'apport annuel de matière organique déterminé à Yangambi par Laudelout et Meyer (1954) pour des groupements correspondant à ceux de nos stations. Le coefficient k représente un facteur de décomposition défini par l'équation de Jenny *et Coll.* (1949) : $A = k (L + A)$. Ce facteur est d'autant plus élevé que la décomposition est rapide. Dans les forêts tempérées, il est généralement inférieur à 10 % ; dans les forêts tropicales, il serait, d'après ces derniers auteurs, compris entre 40 et 60 %.

Tableau VIII

	Stations					
	Jj	Sj	Sv	F	B	G
L	6.500	6.140	5.990	6.620	6.840	23.840
A (*)	—	14.900	—	12.400	12.300	15.300
k)-Yangambi (*)	—	68 %	—	76 %	—	63 %
)-Befale (**)	—	70 %	—	65 %	64 %	39 %

Compte tenu des erreurs d'échantillonnage et d'estimation, il ne semble pas permis de dégager une différence significative entre les poids des litières, pas plus d'ailleurs qu'entre les facteurs de décomposition, au cours de la succession. Par contre, dans notre station à *Gilbertiodendron* (paraclimax), la masse des litières est nettement supérieure ; elle est d'ailleurs liée à un facteur de décomposition nettement moindre.

b) *Décomposition de la fane de quelques essences.*

Bartolomew, Meyer et Laudelout (1953, p. 22) étudiant à Yangambi la décomposition des litières, avaient déposé sur le sol d'une forêt hétéro-

(*) Chiffres de Laudelout et Meyer (1954).
(**) Estimé d'après les chiffres des auteurs précités.

gène des feuilles de différentes essences, en qualité et quantité connues, de façon à en suivre l'évolution au cours du temps. La litière (L) que nous avons récoltée, sans présenter un monophytisme exclusif est cependant largement représentative de l'essence mentionnée. Elle correspond d'autre part à un séjour sur le sol estimé inférieur à un mois. Les chiffres que nous présentons peuvent ainsi être comparés à ceux des auteurs cités.

TABLEAU IX

Essences	Ao kg/Ha Befale	L kg/Ha Befale	N en mg/100 g Yangambi	N en mg/100 g Befale	C/N Befale	k(estimé) Befale
Parasolier	10.060	2.860	1.745	1.730	31,6	60 %
Scorodophloeus	6.140	660	3.030	2.544	19,8	67 %
Gilbertiodendron	23.840	2.860	1.830	1.808	23,6	39 %
Essences diverses (Sv)	5.590	1.410	2.320	2.138	20,7	—

La teneur en azote de la fane du *Scorodophloeus* est relativement élevée et son C N rappelle celui d'une légumineuse possédant des nodules effectifs. La décomposition est d'ailleurs très rapide ainsi que le montre l'expérience (cf. auteurs précités) et l'observation sur le terrain.

Les teneurs plus faibles et les C N plus grands du parasolier et du *Gilbertiodendron* peuvent être mis en rapport avec la lenteur de leur décomposition et l'accumulation conséquente de la couverture morte. Pour le *Gilbertiodendron* cependant, la lenteur de la décomposition ne peut être entièrement attribuée au seul facteur C/N. L'architecture foliaire, en particulier l'existence d'une cuticule cireuse et épaisse, jointe à l'abondance de tanins, inhibe probablement le développement de la pédofaune et de la microflore.

c) *Comparaison avec les forêts tempérées.*

Par rapport aux forêts tempérées, on constate globalement que :

1° La masse de la couverture morte (Ao) est beaucoup plus faible sous forêt équatoriale : 5 à 10 T/Ha en moyenne contre 30 T/Ha et plus (LUTZ et CHANDLER, 1951, p. 178) ;

2° L'apport annuel est par contre nettement supérieur : 10 à 15 T contre 2 à 4 T/Ha (EBERMAYER, 1878).

3° Le facteur de décomposition de JENNY et Coll. est beaucoup plus élevé.

4° Les valeurs du C/N semblent généralement plus faibles : 20 à 30, contre 35 et plus. D'ailleurs, selon LAUDELOUT et MEYER (1954), le cycle des éléments biogènes en forêt équatoriale est dominé par l'azote dont le débit annuel est d'environ dix fois supérieur à celui des forêts tempérées, tandis que ceux des autres éléments sont comparables.

2) Le carbone et l'azote totaux du sol.

a) *Méthodes analytiques.*

Le carbone total a été déterminé par la méthode classique de Walkley-Black (1934). Cette méthode a l'avantage de ne pas oxyder le carbone du charbon de bois, ce qui est important pour les analyses de sols défrichés par abatage et brûlage.

Pour les horizons holorganiques (L et F), la méthode plus énergique de Springer-Klee (à chaud) a été préférée.

L'azote total a été dosé par la méthode classique de Kjeldhal.

Les analyses ont été effectuées en double et la déviation standard calculée s'est avérée inférieure à 4 % pour les trois méthodes.

b) *Résultats.*

En vue de rendre les résultats plus suggestifs, nous avons exprimé les valeurs du carbone et de l'azote en kg Ha, en supposant une densité de 0,7 pour l'horizon H_{1-2}, 1,1 pour H_3, 1, 2 pour les autres horizons. La détermination de la densité étant aléatoire, ces chiffres n'ont bien entendu qu'une valeur comparative.

Tableau X

Carbone et Azote en kg/ha.

		Stations					
		Jj	Sj	Sv	F	B	G
Horizons hol-	C	1.167	2.100	1.616	1.564	1.685	6.680
organiques (Ao)	N	51	94	79	82	82	360
Horizons holo- et	C	15.498	28.570	41.115	29.932	29.555	30.905
hémorganiques	N	1.553	2.137	2.450	1.900	1.853	1.740
Total jusque 65 cm	C	35.476	54.277	54.715	52.559	48.965	50.250
de profondeur	N	3.506	4.440	4.034	4.055	3.798	3.953

Les quantités de carbone et d'azote dans les horizons holorganiques sont évidemment encore sous la dépendance directe du poids de la couverture morte (Ao).

Dans les horizons superficiels et le profil dans son ensemble, les valeurs du carbone passent, au cours de la succession, par un maximum en forêt secondaire vieille puis se stabilisent progressivement dans les groupements climaciques. Les valeurs de l'azote suivent une allure analogue mais beaucoup moins accusée.

La répartition verticale du carbone est également un élément important à retenir. Le rapport des teneurs en carbone des horizons superficiels

(H_{1-2}, H_3) à celle des horizons profonds (H_5, H_6) donne les chiffres suivants :

Jj	Sj	Sv	F	B	G
5,9	6,6	16,0	10,3	7,7	9,1

Il y a donc une certaine concordance entre l'allure de l'ensemble de ces rapports et celle des quantités absolues de carbone données par le tableau X. Une teneur élevée en carbone paraît donc être liée à la concentration relative de la matière organique dans les horizons superficiels.

La répartition du carbone en fonction de la profondeur a été examinée pour chaque profil en particulier. (7 · 2 déterminations par profil). Sous jachère et jeune forêt secondaire, le profil carboné semble brisé ; il est constitué de deux éléments qui s'articulent en H_3 : d'abord une courbe profonde ancienne, subverticale, qui semble être l'héritage altéré du profil forestier initial avant abatage, ensuite une courbe superficielle subhorizontale, en cours de développement actuel par suite du nouvel apport de débris organiques. Avec la succession, le raccord entre ces deux éléments prend une allure plus régulière. Sous forêts à caractère primaire (F, B, G), la courbe carbonée tend vers un profil d'équilibre qui correspond probablement à une fonction mathématique (logarithmique ?). MANIL (1953) avait d'ailleurs déjà signalé l'existence de ce phénomène.

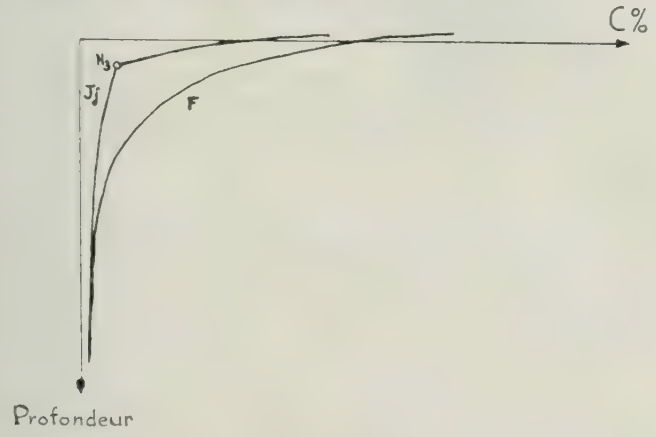


FIG. 9. — Schéma montrant l'évolution du profil carboné au cours de la succession.

Quant à l'azote, il suit fidèlement l'allure de la courbe du carbone mais d'une façon moins prononcée.

Remarque. — QUELQUES CONSIDÉRATIONS SUR LE CYCLE DE L'AZOTE.

Sous forêt primitive, le cycle des éléments et spécialement celui de l'azote est très fermé : les pertes sont faibles (mycorhizes) et compensées par les

apports atmosphériques (5 à 10 kg/Ha/an). Selon LAUDELOUT et MEYER (1954), le débit annuel de l'azote serait voisin de 200 kg Ha.

D'après nos observations fragmentaires confirmées par celles, plus systématiques, de BONNIER (1958) et ÉVRARD (comm. orale), la nodulation sous forêt primaire est nulle ou presque ; les seuls nodules rencontrés se situent toujours ou voisinage des chemins, pistes et trouées, c'est-à-dire dans des biotopes plus au moins perturbés et secondarisés.

L'abatage de la forêt a pour effet de briser et d'ouvrir ce cycle : l'incinération volatilise 2 à 3 T d'azote par Ha (BEIRNAERT, 1941). La mise en culture aboutit à une minéralisation intense des réserves organiques et après le cycle cultural, plus de 60 % des réserves azotées de l'ensemble sol-végétation sont perdues.

En confirmation d'observations des auteurs précités, nous avons noté la présence de nodules effectifs dans les premiers stades de la recolonisation forestière. Ces stades joueraient donc un rôle décisif dans la restauration des réserves azotées du système sol-végétation. Or, au cours de ces premières phases, le sol est relativement riche en bases échangeables, spécialement en calcium ; le pH est d'ailleurs plus élevé. Ces conditions physico-chimiques plus favorables semblent être à l'origine de la multiplication des fixateurs d'azote.

Au cours de la succession, à mesure que se reconstituent les réserves azotées, les conditions physico-chimiques qui avaient permis cette reconstitution disparaissent progressivement (réintégration des bases dans la végétation, acidification). Le fait même de cette restauration semble donc entraîner la baisse de l'intensité de celle-ci et aboutir à un nouvel état d'équilibre dans les conditions duquel les fixateurs ne peuvent plus se maintenir, tandis que l'azote circule à nouveau en circuit fermé.

L'étude détaillée du mécanisme de cette restauration des réserves azotées revêtirait un intérêt scientifique et économique considérable, spécialement dans les régions où la sous-alimentation humaine en protéines est endémique.

c) *Conclusions.*

1°) Les teneurs en azote et en carbone semblent augmenter, spécialement dans les 20 premiers cm du profil (A_1) ; elles passent par un maximum dans les stades secondaires vieux puis se stabilisent à une valeur d'équilibre.

2°) Les courbes carbonées et azotées qui sont brisées dans les premiers stades, tendent progressivement vers un profil d'équilibre.

E. — La qualité de la matière organique

1) LE RAPPORT C/N.

Le rapport C/N a été calculé pour tous les horizons de chaque profil.

a) *Évolution des valeurs moyennes avec la succession.*

Dans l'horizon A_1, la valeur du C/N suit une allure assimilable à celle du carbone et de l'azote : faible en jachère jeune, elle passe par un maximum dans le stade secondaire vieux puis se stabilise dans les stades climax.

Tableau XI

Valeurs moyennes du C/N. (Déviation standard $< 4\ \%$).

Horizons	Jj	Sj	Sv	F	B	G
L-F	22,5	21,6	20,4	19,3	23,9	21,1
H_{1-2}	13,9	14,3	16,4	15,2	13,6	17,8
H_3	5,6 (*)	13,0	16,8	16,3	15,8	17,6
H_4	11,6	12,1	16,9	13,9	16,8	16,6
H_5	10,6	10,9	8,7	12,1	13,7	8,8
H_6	8,9	11,0	8,5	8,2	8,5	8,7
Moyenne pondérée jusque 65 cm.	10,1	12,2	13,6	13,0	12,9	12,7

b) *Évolution du profil du C/N* (cf. fig. 10).

En jachère jeune, la courbe de répartition du C/N en fonction de la profondeur est située vers la gauche (C N faible) et suit une allure générale brisée avec une branche plus ou moins verticale dans les horizons profonds et une branche plus ou moins horizontale correspondant aux horizons superficiels (nouvel apport de matière organique fraîche). Au cours de la succession, les courbes s'étalent vers la droite et acquièrent fréquemment une inflexion au niveau du H_{1-2} et H_3-H_4.

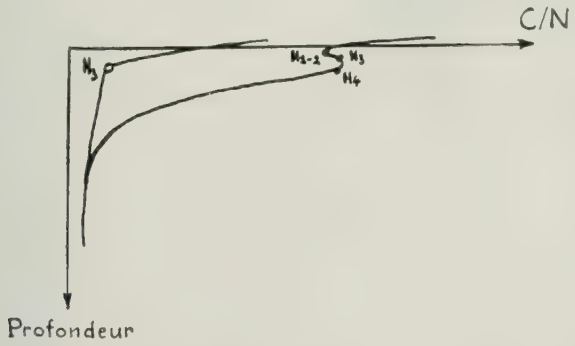


Fig. 10. – Schéma montrant l'évolution du profil C/N au cours de la succession.

Le minimum relatif en H_{1-2} est sans doute à mettre en rapport avec les teneurs maxima de ces horizons en matières humiques de synthèse (MHP) dont le C/N est plus faible.

Le maximum relatif en H_3-H_4 semble correspondre à une grande activité des termites à ce niveau. D'après nos observations, ces insectes y

(*) Comme nous l'avons déjà signalé, ce chiffre est sujet à caution.

construisent en effet de nombreuses alvéoles et couloirs. Or, l'analyse d'une termitière-champignon nous a révélé un rapport C N moyen de 21,2. Il est donc fort probable que le matériau de cimentation élaboré par les termites contribue à cette augmentation locale du C/N.

Il est d'autre part remarquable de constater que, dès que l'échantillonnage a été quelque peu détaillé, ces caractères se retrouvent dans les chiffres d'analyse de nombreux auteurs (LAUDELOUT et D'HOORE, 1949 ; MANIL, 1953 ; GERMAIN ET EVRARD, 1956).

2) LES FRACTIONS DE LA MATIÈRE ORGANIQUE.

a) *Méthode.*

La méthode d'extraction et de fractionnement de la matière organique est forcément conventionnelle et les résultats dépendent fort du mode opératoire suivi. Aussi, nous sommes nous strictement conformés à la technique exposée par LAUDELOUT et D'HOORE (1949, p. 10 et 11). Les « matières humiques totales déplaçables » (MHT) sont tout d'abord extraites par une solution alcaline diluée (NaF 1,5 %). De celles-ci, les « matières humiques précipitables » (MHP) sont séparées des « matières humiques non précipitables » (MHNP) au moyen d'un acide fort (H_2SO_4 conc.). Ces deux fractions sont dosées par $KMnO_4$, à chaud, en milieu sulfurique.

Toutes les analyses ont été faites en double. La déviation standard se situe autour de 6 %.

D'après LAUDELOUT et D'HOORE (1949, p. 23) : « Les matières humiques précipitables (MHP) ne constituent une fraction appréciable des matières humiques déplaçables que dans les horizons tout à fait superficiels » (25 premiers cm).

Pour des raisons pratiques, nous avons en conséquence limité nos analyses à ces horizons (L, F, H_1, H_2, H_3, H_4) qui semblent d'ailleurs déterminants dans l'écologie édaphique de la forêt.

Remarque : La station forêt secondaire vieille n'a pu être examinée, à cause de circonstances indépendantes de notre volonté.

b) *Signification du fractionnement.*

Aux MHNP correspondent grosso-modo les acides fulviques ou produits intermédiaires de l'humification : ce sont des composés acidoïdes à petites molécules qui, s'ils ne sont pas repris dans les processus de néosynthèse, peuvent être facilement entraînés en profondeur (*).

Aux MHP correspondent une partie importante des acides humiques vrais (produits de néosynthèse) non complexes avec les colloïdes minéraux.

Les matières humiques déplaçables totales (MHT) représentent l'ensemble des composés MHP et MHNP, c'est-à-dire des substances ayant des propriétés anioniques ou des propriétés colloïdales négatives.

(*) Ils ont été retrouvés jusque 6 m de profondeur, à Yangambi (LAUDELOUT et D'HOORE, 1949).

c) *Résultats.*

Tableau XII

Valeurs moyennes des MHP, MHNP, et MHT (mg/100 g).

		Jj	Sj	F	B	G
L-F	M H P	670	925	1.026	1.356	694
	M H N P	1.765	1.595	1.993	888	1.298
	M H T	2.435	2.520	3.019	2.244	1.992
H_{1-2}	M H P	232	450	998	1.407	1.473
	M H N P	316	425	492	428	543
	M H T	548	875	1.490	1.835	2.016
H_3	M H P	231	330	.464	318	541
	M H N P	254	260	344	271	624
	M H T	485	590	808	589	1.165
H_4	M H P	92	124	103	122	179
	M H N P	203	353	275	290	333
	M H T	295	477	378	412	512
Moyenne pondérée.	M H P	148	188	407	364	704
	M H N P	231	269	340	300	519
	M H T	379	457	747	664	1.223

1° Matières humiques totales (MHT).

D'une façon générale, la teneur en MHT s'accroît au cours de la succession. Bien que nous ne disposions pas de valeurs pour la station Sv, il semble que dans l'ensemble, l'évolution des teneurs en MHT suive une loi analogue à celle du carbone, de l'azote et de l'acidité, c'est-à-dire qu'il existe un léger maximum dans les stades secondaires vieux (Sv et F).

Il faut également remarquer que cet accroissement global est beaucoup plus important en surface (horizons H_{1-2}) qu'à la base du A_1 (horizon H_4).

2° Matières humiques précipitables (MHP).

Les allures déjà ébauchées par les MHT sont accentuées par les MHP. Leur accroissement est plus net ; les différences entre horizons de base et de surface sont encore mieux tranchées et augmentent avec la succession.

3° Matières humiques non précipitables (MHNP).

Au cours de la succession, les variations des MHNP sont faibles ; elles sont d'autre part identiques en profondeur et en surface.

En vue d'acquérir une idée plus précise des variations des MHP et des MHNP aussi bien avec la profondeur qu'avec la succession, nous avons calculé les indices qui suivent.

4° Indice inverse de diffusion.

Le rapport des teneurs en MHP ou MHNP des horizons de surface (H_{1-2}) à celles de l'horizon de base (H_4), donne pour chaque station les chiffres suivants :

	Jj	Sj	F	B	G
MHP	2,52	3,63	9,68	11,55	8,23
MHNP	1,56	1,20	1,79	1,77	1,63

La diffusion en profondeur des MHNP est donc beaucoup plus forte que celle des MHP. Elle est d'autre part à peu près la même au cours de la succession, tandis que celle des MHP diminue.

5° Indice d'évolution.

Les rapports, pour les horizons H_{1-2} et H_4, des teneurs sous station B à celles sous station Jj, sont les suivants :

	MHP (B/Jj)	MHNP (B/Jj)
Horizon H_{1-2}	6,09	1,35
H_4	1,33	1,43

Au cours de la succession, l'augmentation des teneurs en MHNP est la même en surface qu'à la base du A_1, tandis que celle des MHP est nettement plus forte en surface.

La succession entraine donc de fortes variations dans les teneurs et dans la diffusion des MHP. Par contre, elle n'a qu'une influence restreinte sur les teneurs en MHNP et ne semble avoir aucune action sur leur diffusion.

Les MHNP ont donc un comportement très différent des MHP. La teneur en MHT, constituée de la somme des deux précédentes, possède des caractères intermédiaires.

Les résultats fragmentaires de la littérature concernant une succession végétale tendent à confirmer pleinement ces conclusions (cf. Mahil, 1953, p. 135 ; Laudelout et D'Hoore, 1949, pp. 24-26). Il est d'autre part remarquable qu'une tendance analogue soit mise en évidence sur les sols oligotrophes ardennais (Rapp. d'act. du Centre d'et. des sols forest. de l'Ardenne et de la Gaume, inédit, 1957-58).

6° Rapport $\frac{MHP}{MH}$ (cf. tableau XIII).

Il constitue une mesure de la fraction active (celle des complexes organo-minéraux étant exclue) de la matière organique totale (MH). La moyenne générale de ce rapport pour le Ao et A_1 varie entre 6 et 11 %. Au cours de la succession, le rapport augmente régulièrement. Cet accroissement est spécialement net dans l'horizon H_{1-2}.

TABLEAU XIII

Valeurs moyennes du rapport $\frac{MHP}{MH}$ (en %)

Horizons	Stations				
	Jj	Sj	F	B	G
L-F	3,3	1,7	2,2	3,2	1,3
H_{1-2}	4,7	6,2	11,1	20,3	15,7
H_3	20,1(*)	9,3	13,1	13,9	11,9
H_4	8,2	7,6	6,9	6,1	8,7
Moyenne	9,1	6,2	8,3	10,9	9,4

TABLEAU XIV

Valeurs moyennes du rapport $\frac{MHP}{MHT}$ (en %)

Horizons	Stations				
	Jj	Sj	F	B	G
L-F	45,8	34,1	33,3	55,5	36,7
H_{1-2}	43,4	51,0	65,7	76,7	70,4
H_3	47,6(*)	38,2	57,0	54,0	46,4
H_4	30,8	25,9	31,6	29,6	34,9
Moyenne	41,9	37,3	46,9	54,0	47,1

(*) Comme nous l'avons déjà signalé pour l'azote, le pH et le C/N, cet horizon a été perturbé localement. Les chiffres sont exagérés de même que la valeur de la moyenne.

La variation de ce rapport suivant la profondeur montre un maximum en H_3 dans les premiers stades ; celui-ci passe en H_{1-2} sous forêts climax (B et G), tandis que sa valeur absolue augmente et atteint 15 à 20 %. Il est intéressant de constater qu'un même ordre de grandeur caractérise les *moder* sous hêtraie climax en Ardenne (*Fagetum*).

7° Rapport $\frac{\text{MHP}}{\text{MHT}}$ (cf. tableau XIV).

C'est un indice approximatif de la qualité des matières humiques et des activités de néosynthèse. La moyenne générale est proche de 45 %. La moyenne par station est égale ou inférieure à 40 % dans les deux premiers stades ; elle est nettement supérieure sous forêt reconstituée (cinq strates) et d'autant plus grande que le type de forêt se rapproche du climax (54 % sous *Brachystegia*). Ces valeurs correspondent d'ailleurs aux observations de Laudelout et d'Hoore (1949, p. 25).

L'évolution considérée par horizon est la plus nette en H_{1-2}, qui, une fois de plus, accuse le mieux l'effet succession. Ainsi, sous forêt à *Brachystegia*, cet indice peut dépasser 75 %.

On remarque d'autre part que les valeurs pour la couverture morte (L-F) sont relativement élevées. Ce fait laisse supposer que les processus de néosynthèse y sont déjà très poussés qualitativement, alors que les processus de décomposition (phase catabolique) sont à peine entamés quantitativement (MHT/MH faible). Ceci peut être dû, soit à l'intégration plus ou moins rapide des MHNP dans les produits de néosynthèse à mesure de leur formation, soit à leur entraînement par les eaux de pluie.

d) *Conclusions.*

1° L'évolution vers le pédoclimax se caractérise globalement par un accroissement dans les horizons Ao et A_1, de la teneur absolue en MHP et de sa teneur relative par rapport à la matière organique totale (MHP/MH). Cette augmentation est la plus nette dans l'horizon immédiatement sous la couverture morte (H_{1-2}) ; elle devient ensuite progressivement moins apparente avec la profondeur et disparaît pratiquement sous le A_1. Cet accroissement semble être corrélatif de la remontée du *solum biodynamique* et de la concentration des activités biologiques dans les horizons superficiels. En régions tempérées, cette évolution caractériserait le passage d'une humification du type *mull* à un type *moder*.

2° La teneur en MHNP augmente à peine avec la succession ($< 1{,}5$). La diffusion des MHNP en profondeur est d'ailleurs la même pour chaque stade.

3°) En corrélation avec un faisceau d'observations et d'analyses faites dans les Ardennes, les types d'humification *moder* ou *moderoïde* pourraient correspondre au pédoclimax des sols oligotrophes.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'évolution syngénétique du peuplement végétal se traduit par une augmentation de la proportion des phanérophytes aux dépens des chaméphytes et géophytes, des espèces barochores au détriment des zoochores ; l'endémisme est de plus en plus accentué. Le nombre d'espèces par surface unitaire atteint un maximum dans les vieilles forêts secondaires, puis décroît jusqu'au groupement climax.

Le caractère climacique de la forêt à *Brachystegia* est réaffirmé malgré les remaniements en sous-étage qu'avait subis la station qui la représente. La faible surface occupée par ce type de forêt en comparaison des immenses étendues occupées par la forêt semicaducifoliée, pourrait au moins partiellement s'expliquer par la possibilité d'autorégénération par trouées de cette dernière et le faible pouvoir d'expansion du *Brachystegia*, barochore type.

Au cours de la succession, le déficit de saturation, le pouvoir évaporant et l'éclairement relatif diminuent progressivement. Par contre, la température, dans et au voisinage du sol, semble stabilisée dès la jachère et ne montre plus de variation appréciable.

Au point de vue pédologique, la succession est caractérisée par une pulsation ascendante du *solum biodynamique*. Les observations macromorphologiques et le test peptisé/floculé, mettent en évidence la concentration en surface des horizons et des activités biologiques. Le développement dans le Ao d'un feutrage radiculaire abondamment mycorhizé semble être l'indice d'un cycle des éléments biogènes de plus en plus superficiel. Macromorphologiquement, l'humification sous jachère rappelle le *mull* des régions tempérées, tandis que sous forêt climax, elle se rapproche du *moder*.

Les observations micromorphologiques (lames minces) semblent mettre en évidence une diminution du diamètre des grumeaux coprogènes avec la succession, résultat d'un type d'humification à tendance « *modéroïde* ».

Par suite de la réintégration progressive des bases dans la végétation et de l'augmentation de la teneur en matière organique du sol, l'acidité s'accroît de plus en plus. Au stade climax, le pH suit un profil caractéristique avec minimum accentué dans les horizons immédiatement sous la couverture morte (H_{1-2}). L'hydrogène échangeable évolue d'une façon analogue.

Le taux de saturation du complexe sorbant diminue au cours de la succession. Son profil vertical suit d'ailleurs les variations du profil des pH. Cette diminution peut avoir pour cause non seulement l'augmentation du pouvoir sorbant lui-même par suite de l'accroissement de la teneur en colloïdes organiques, mais aussi, la diminution de la quantité globale des bases.

Les profils de jachère sont caractérisés par l'abondance du calcium qui est souvent plus important que tous les autres éléments réunis. Au cours de la succession, le calcium semble être réintrégré beaucoup plus rapidement dans la végétation, de sorte que l'équilibre cationique du sol se modifie à ses dépens au profit d'autres éléments qui peuvent alors devenir prédominants (exemple : le magnésium).

Le carbone et l'azote augmentent dans les horizons superficiels (A_1) en passant par un léger maximum dans les stades secondaires vieux. Ils évoluent du profil brisé des premiers stades, là où le *solum biodynamique* est remontant, au profil d'équilibre des stades climaciques.

Comme le carbone augmente plus rapidement que l'azote, le rapport C/N s'accroît avec la succession. Il passe cependant lui aussi, par un maximum dans le stade secondaire vieux. Son profil vertical présente souvent un minimum relatif en H_{1-2} ; la fréquente occurence d'un maximum relatif en H_3-H_4 est probablement en rapport avec l'intense activité des termites dans ces horizons.

Les matières humiques précipitables (MHP) qui représentent la fraction colloïdalement active de la matière organique, augmentent d'une façon caractérisée dans les horizons Ao et surtout A_1, aussi bien en valeur absolue (MHP), qu'en valeur relative (MHP/MH). Cette augmentation est la plus spectaculaire dans les horizons immédiatement sous la couverture morte (H_{1-2}). L'accroissement des teneurs en MHP semble cependant passer, comme pour le carbone et l'azote, par un léger maximum dans les stades secondaires vieux.

En somme, la réintégration de la majeure partie des éléments biogènes dans la masse végétale s'accompagne d'une pulsation ascendante du solum biodynamique, par suite de la concentration en surface des activités biologiques. Parallèlement, le sol passe d'un type d'humification « *mulloïde* » sous les premiers stades de la succession, à un type « *moderoïde* » sous forêt climax.

SUMMARY

A forest succession is investigated in Central Congo from the standpoint of vegetation, microclimate and soil dynamics.

The spectral analysis of vegetation reveals an increase in the proportion of phanerophyte, barochore and endemic species. The number of species per unit of area reaches a maximum in the old secondary stages.

The microclimate evolution is marked by a progressive lessening of saturation deficit, evaporating power of the air and relative light intensity.

The soil evolution is characterized by a general reduction of the thickness of the horizons and consequently their concentration in the upper parts of the profile. This fact is accompanied by a strong development of mycor-

rhizae in the Ao layer. The acidity tends to raise while the degree of saturation decreases. Calcium which is the most important cation in early stages diminishes rapidly. It seems to be removed from the soil and immobilized in vegetation.

Roughly speaking, the carbone and nitrogen content, the C/N ratio, and the content of synthese humus not complexed with minerals, increase with succession. They seem however to pass by a slight maximum in old secondary stages.

It is suggested that the soil evolves from a « *mulloïde* » type of humification in early stages, to a « *moderoïde* » type under climax forest.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

BARTHOLOMEW, W. V., MEYER, J. et LAUDELOUT, H., (1953). Mineral Nutrient Immobilisation under Forest and Grass Fallow in the Yangambi Region (Belgian Congo). Publ. I.N.É.A.C., sér. scient. n° 57.

BEIRNAERT, A., (1941). La Technique Culturale sous l'Équateur. Publ. I.N.É.A.C., sér. scient. n° 26.

BERNARD, E., (1945). Le Climat Écologique de la Cuvette Centrale Congolaise. Publ. I.N.É.A.C., coll. in-4°.

BONNIER, C. et SEEGER, J., (1958). Symbiose *Rhizobium*-Légumineuse en Région Équatoriale. Publ. I.N.É.A.C., sér. scient. n° 76.

BOUDRU, M. (1959). Cours d'Écologie Forestière. Gembloux, inédit.

BRAUN-BLANQUET, J., (1932) Plant Sociology. Mc Graw-Hill Book Co., New-York.

CAHEN, L., (1954). Géologie du Congo belge. Vaillant-Carmanne, Liège.

CROEGAERT, J. et KUCZAROW, W. (1954). L'Analyse granulométrique, Examen critique de la Méthode. *C.R. 2e Conf. Interaf. des Sols, Léo.* 1954, pp. 151-162.

DAVIS, T. A. W. et RICHARDS, P. W., (1933-34). The Vegetation of Moraballi Creek, British Guiana ; an Ecological Study of a Limited Area of Tropical Rain Forest. Part. I and II, *J. Ecol.* **21**, pp. 350-84 ; **22**, pp. 106-55.

D'HOORE, J. et FRIPIAT, J., (1948). Recherches sur les Variations de Structure du Sol à Yangambi. Publ. I.N.É.A.C., sér. scient. n° 38.

DONIS, C., (1957). Cours de Sylviculture Tropicale. Gembloux, inédit.

EBERMAYER, E., (1878). La Statique Chimique des Forêts (trad. par GRANDEAU). *Ann. St. Agron. de l'Est.*

FOCA , A., (1948). Sur quelques Notions Texturales dans les Sols Congolais. *C.R. Conf. Afr. des Sols, Goma*, 1948. *Bull. Agr. du Congo Belge*, 1949, n° I, pp. 375-408.

GÉRARD, P., (1959). Étude Écologique de la Forêt de *Gilbertiodendron* dans l'Uélé. Inst. Agron. Gembloux. Thèse de Doctorat, inédit.

GERMAIN, R. et ÉVRARD, C., (1956). Étude Écologique et Phytosociologique de la Forêt à *Brachystegia laurentii*. Publ. I.N.É.A.C., sér. scient. n° 57.

DE HEINZELIN, J., (1955). Observations sur la Genèse des nappes de gravats dans les sols tropicaux. Publ. I.N.É.A.C., sér. Scient. n° 64.

JENNY, H., GESSEL. S. P. et BINGHAM, F.T., (1949). Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Sci.* **68**, pp. 419-32.

LAUDELOUT, H., (1954). Étude sur l'apport d'Éléments Minéraux résultant de l'Incinération de la Jachère Forestière. *C.R. 2e Conf. Interafr. des sols, Léo.* 1954, pp. 382-88.

LAUDELOUT, H. et D'HOORE, J., (1949). Influence du Milieu sur les matières humiques en relation avec la Microflore du sol dans la Région de Yangambi. Publ. I.N.É.A.C., sér. scient. n° 44.

LAUDELOUT, H., et MEYER, J., (1954). Les cycles d'éléments minéraux et de matières organiques en Forêt Équatoriale Congolaise. *Ve Congr. Intern. Sci. Sol*, II, pp. 267-72.

LEBRUN, J., (1947). La Végétation de la Plaine alluviale au Sud du Lac Édouard. Expl. Parc Nat. Albert, mission J. Lebrun (1937-38). Inst. Parcs Nat. Congo Belge, fasc. I.

LEBRUN, J. et GILBERT, G., (1954). Une classification Écologique des Forêts du Congo. Publ. I.N.É.A.C., sér. Scient, n° 63.

LOUIS, J. et FOUARGE, J., (1949). Essences Forestières et Bois du Congo. *Macrolobium dewevrei.* Publ. I.N.E.A.C., Coll. in-4°, Fasc. 6.

LUTZ, J. et CHANDLER, R., (1951). Forest Soils. J. Wiley, New-York.

MANIL, G., (1953). Quelques observations et réflexions sur la Biodynamique du Sol en Conditions Equatoriales. *Bull. Inst. Agron. et Stat. Rech. Gembloux*, XXI, n° 1-2.

MANIL, G., (1958). Cours de Pédologie Tropicale. Gembloux, inédit.

NOIRFALISE, A., (1958). Cours de Phytosociologie. Gembloux, inédit.

PICHEL, R. et BERNARD, E., (1948). Données préliminaires sur l'écoclimatologie comparée du couvert de divers clons d'Hévéa et les influences sur le recru naturel. C. R. Conf. Afr. des Sols, Goma 1948. Bull. Agr. du Congo-belge, 1949, 1, p. 837-62.

RAUNKIAER, C., (1905). Types biologiques pour la Géographie Botanique. *Bull. Acad. Roy. Sci. Denmark*, 5.

RICHARDS, P. W., (1952). The Tropical Rain Forest. Cambridge, Univ. Press.

SYS, C., (1960). Carte des Sols et de la Végétation du Congo Belge et du Ruanda-Urundi. Publ. I.N.É.A.C (Sous presse).

VAN WAMBEKE, A. et ÉVRARD, C., (1954). Notice Explicative de la Carte des Sols et de la Végétation. Yangambi, planchette I, Weko. Publ. I.N.É.A.C.

WALKLEY, A., and BLACK, I. A., (1934). An Examination of the Degtjareff Method for determining Soil Organic Matter and a Proposed Modification of the Chromic Acid Titration Method. *Soil Sci.* **63**, p. 251.

WARMING, E., (1909). Ecology of plants. Trans. P. Groom et I. B. Balfour, Oxford.

Bulletin Climatologique Annuel du C.B. et du R.U. Communication n° 12, 1955. Communication n° 18, 1958. Publ. I.N.É.A.C. in-4°.

Livres reçus

Detroux L., Les herbicides et leur emploi. Duculot, Gembloux. 1959. Broché, 220 pp. figg. 127 réf. bibl. 90 F.B.

Cet ouvrage comble une lacune d'autant plus sensible que le nombre d'herbicides sur le marché a crû rapidement.

Il est bien adapté à une utilisation pratique.

On peut en effet y pénétrer, soit à partir d'un herbicide dont on veut connaître les propriétés, soit à partir d'une culture à désherber, soit encore à partir de telles mauvaises herbes dont on veut se débarrasser. Il permet donc de répondre aux divers problèmes qui peuvent se poser.

Cet intérêt pratique ne s'est pas réalisé aux dépens d'un aspect plus théorique précieux pour les agronomes et même les physiologistes. On y trouve en effet : la formule structurale, la formule de décomposition et les diverses théories émises sur le mode d'action de chaque produit ainsi que l'histoire de son emploi et même ses utilisations dans les domaines connexes.

La toxicité, tant pour l'homme que pour les animaux, ainsi que les précautions à prendre lors des manipulations sont largement envisagées.

Il est complété par de nombreuses figures et une douzaine de planches de plantes adventices courantes représentées non seulement à l'état adulte, mais aussi, ce qui est plus rare et particulièrement utile au point de vue désherbage, à l'état de plantules.

Ne se fiant pas seulement à sa grande expérience pratique, l'auteur à recouru à la documentation fournie par de nombreuses publications.

Présenté de la sorte, cet ouvrage rendra de nombreux services à tous ceux qui, à titres divers, s'intéressent au désherbage des plantes cultivées. G. N.

Dermine, E. et **Liard, O.** Identification et description de variétés de prunier européen. Duculot, Gembloux, 1957. 322 pp., 236 ill. 275 F. B.

Il est superflu de démontrer encore l'impérieuse nécessité dans laquelle on se trouve de disposer de critères de valeur permettant la détermination exacte, sans contestation possible, de la variété pomologique des nombreux fruits actuellement sur le marché. De nombreuses confusions de dénomination, à l'échelle variétale, ont fait l'objet de discussions stériles... jusqu'au moment où l'on s'est attaché à déterminer les caractères descriptifs permettant au spécialiste d'identifier avec certitude une variété donnée. Une description exacte d'une variété de prunier ne peut, en effet, être basée sur l'utilisation des mêmes critères que ceux valables pour la détermination d'une autre espèce fruitière.

Un des grands mérites de MM. Dermine et Liard est d'avoir étendu le champ de leurs investigations en dehors des limites traditionnelles et sélectionné, parmi l'infinité de caractères descriptifs « possibles », ceux qui ne sont en rien liés aux conditions particulières de culture, de climat, etc... et qui, par conséquent, peuvent être considérés comme stables et utilisables dans tous les cas.

D'autre part, jusqu'à la publication de ce livre, aucun ouvrage de pomologie n'offrait au spécialiste la possibilité de rechercher avec certitude et facilité le nom d'une variété. Cette lacune est comblée. Une clef dichotomique, venant après la description détaillée d'une trentaine de variétés pomologiques de prunier les plus couramment cultivées en Belgique, permet une identification rapide et sûre d'une variété donnée. Étiqueter une prune n'est plus, maintenant, une gageure, mais est au contraire un travail aisé par la simplicité des critères proposés pour l'identification.

On ne sait à qui l'on doit rendre hommage en premier lieu. Aux personnalités du monde agronomique belge qui ont ressenti la nécessité de pareil travail, nouveau en son genre. A ceux qui n'ont pas craint de donner aux Auteurs les possibilités matérielles et autres de réaliser ce travail de très longue haleine. Ou à MM. Dermine et Liard pour la science dont ils ont fait preuve et pour leur patience inlassable et leur sens de l'observation, de la description et de l'identification.

Nous félicitons sincèrement les Auteurs pour leur magnifique travail. Nous espérons qu'ils ne s'arrêteront pas en aussi bon chemin et qu'ils nous donneront bientôt le résultat des études qu'ils n'ont pas manqué de poursuivre en ce domaine. Nous recommandons vivement aux personnes intéressées à la culture du prunier de se procurer cet ouvrage de base. N. A.

Encyclopédie Agronomique et Vétérinaire

MANUEL DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

par **V. LATHOUWERS**

Docteur ès Sciences. Professeur à l'Institut agronomique de l'État à Gembloux

L'Amélioration du Froment, 580 pp., 66 fig. **150,—**

LE CHÊNE PÉDONCULÉ ET LE CHÊNE ROUVRE

Leur culture en Belgique

par **A. POSKIN**

Professeur à l'Institut agronomique de l'État, à Gembloux.

1 vol. 283 p., 54 fig., 1 carte en couleurs. br. **65,—**

PHYTOTECHNIE DE L'HEVEA — (HEVEA BRASIL.)

Botanique — Amélioration — Culture et Exploitation

par **M. FERRAND**

Ingénieur Agronome (A.I.Gx), Chef de la Division de l'Hevea de l'I.N.É.A.C, Direc. du Centre de Rech. de l'Inst. de Rech. pour les Huiles de Palme et Oléagineux de Paris

1 vol. 432 p., 67 fig., 2 hors-texte **110,—**

IDENTIFICATION ET DESCRIPTION DE VARIÉTÉS DU PRUNIER EUROPÉEN

par

E. DERMINE
Ingénieur agronome et horticole

O. LIARD
Ingénieur agronome, groupe Eaux et Forêts

1 vol. in-8°, 236 ill., 322 p. **275,—**

LES BOVINS

par **J. LAHAYE** et **J. MARCQ**

Professeur à l'École de Méd. vétérinaire, à Cureghem. — *Professeur à l'Institut agronomique à Gx.*

Tome I : **La Connaissance du Bétail**, 1 vol. in-8°, 208 pp., 166 fig. **130,—**

Tome II : *Volume* 1. **Ethnographie. Hygiène. Reproduction.** **En réimpr.**

Volume 2. **Alimentation**, 1 vol. in-8°, 644 pp., 20 fig. **En réimpr.**

TRAITÉ DE PATHOLOGIE MÉDICALE DES ANIMAUX DOMESTIQUES

par **F. LIÉGEOIS**

Professeur à l'École de Médecine vétérinaire, à Cureghem.

1 vol. XXVI-1004 p., 4e édition, 1955. **560,—**

PHARMACOLOGIE GÉNÉRALE ET VÉTÉRINAIRE

par **P. GENGOUX**

Professeur à l'École de Médecine vétérinaire de l'État à Cureghem

1 vol. in-8°, 14 ill., 432 p. sous jaquette plastifiée **390,—**

TRAITÉ D'ÉCONOMIE RURALE

par **A. DELOS**

Professeur à l'Institut agronomique de l'État, à Gembloux.

Tome I : **La Terre**, 1 vol. in-8°, 280 pp., 25 fig., br. **50,—**

PRÉCIS DE DROIT VÉTÉRINAIRE

par **F. LIÉGEOIS**

Professeur à l'École de Médecine vétérinaire, à Cureghem

1 vol. in-8°, 332 pp. br. **60,—**

TRAITÉ COMPLET D'AVICULTURE

par **J. LAHAYE, J. MARCQ** et **E. CORDIEZ**

Prof. à l'École de Médecine vétérinaire, à Cureghem. *Prof. à l'Institut agronomique à Gembloux.*

1 vol. in-8°, 660 pp., 219 fig., 9 hors-texte en Quadrichromie, br. **375,—**

LE CHEVAL

par **J. MARCQ** et **J. LAHAYE**

Prof à l'Institut agron. à Gembloux. *Prof. à l'École de Médecine vétérinaire, à Cureghem*

Tome I : **Extérieur du Cheval**, 304 pp., 193 fig. br. **175,—**

Tome II : **Zootechnie spéciale. Alimentation. Hygiène. Amélioration.** br. **425,—**

LA CANNE A SUCRE AUX ANTILLES FRANÇAISES

par **J. GUILLAUME**

Ingénieur, Chef de Fabrication aux Antilles.

1 vol. in-8°, IX-215 pp., fig. br. **56,—**

ÉLÉMENTS DE PATHOLOGIE VÉGÉTALE

appliquée à la Phytotechnie

par **Ém. MARCHAL**

Professeur émérite à l'Institut agronomique de l'État, à Gembloux.

P. MANIL et **R. VANDERWALLE**

Professeur à l'Institut agron. de Gembloux. *Chargé de cours à l'Inst. agron. de Gembloux*

1 vol. in-8°, XXVI-540 pp., 205 fig. br. **290,—**

ÉLÉMENTS DE PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

Les bases scientifiques de la Phytotechnie

par **Ém. MARCHAL**

Professeur à l'Institut agronomique de l'État, à Gembloux.

1 vol. in-8°, XVI-344 pp., 131 fig. br. **225,—**

TRAITÉ DE SYLVICULTURE

par **A. POSKIN**

Professeur à l'Institut agronomique de l'État, à Gembloux.

1 vol. in-8°, 532 pp., 166 fig. br. **260,—**

Hors Collection

LES HERBICIDES ET LEUR EMPLOI

par **L. DETROUX**

Chef de travaux à la Station de Phytopharmacie de l'État, à Gembloux.

1 vol. 13 × 19, 196 p., 26 ill., sous couverture plastifiée **90,—**

LIBRAIRIE DUCULOT, GEMBLOUX